

Kritische Übersicht über die neuere Literatur betreffend die Familie der Taxaceae.

Von

R. Pilger.

A. Allgemeiner Teil.

1. Literatur.

Bernard, C.: Le bois centripète dans les feuilles de Conifères. (Beih. Bot. Centralbl. XVII. [1904] 241—309.) (1.)

Brooks, F. T., and Stiles, Walter: The structure of *Podocarpus spinulosus* (Smith) R. Br. (Ann. of Bot. XXIV. [1910] 305—318, t. 21.) (1.)

Burlingame, L. L.: The staminate cone and male gametophyte of *Podocarpus*. (Bot. Gaz. XLVI. [1908] 161—178, t. 8—9.) (1.)

Coker, W. C.: Fertilization and embryogeny in *Cephalotaxus Fortunei*. (Bot. Gaz. XLIII. [1907] 1—10, t. 1.) (1.)

Coulter, J. M., and Chamberlain, Ch. J.: Morphology of Gymnosperms. Chicago 1910. (1.)

Coulter, J. M., and Land, W. J. G.: Gametophytes and embryo of *Torreya taxifolia*. (Bot. Gaz. XXXIX. [1905] 161—178, t. A und 1—3.) (1.)

Gibbs, Lilian S.: On the development of the female strobilus in *Podocarpus*. (Ann. of Bot. XXVI. [1912] 515—571, t. 49—53.) (1.)

—— A contribution to the montane flora of Fiji (including Cryptogams) with ecological notes. (Journ. Linn. Soc. XXXIX. [1909] 130—212.) (2.)

Gothan, W.: Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. (Abh. d. Kgl. Preuß. Geol. Landesanst. N. F. Heft 44 [1905].) (1.)

Herzfeld, Stephanie: Die weibliche Koniferenblüte. (Österr. Bot. Ztschr. LXIV. [1914] 321—357, t. 10.) (1.)

Hickel, R.: Graines et plantules des Conifères. (Bull. Soc. Dendrol. France [1911] no. 19, 20.) (1.)

Hill, T. G., and de Fraine, E.: On the seedling structure of Gymnosperms. I. (Ann. of Bot. XXII. [1908] 689—712, t. 35.) (1.)

Jeffrey, E. C., and Chrysler, M. A.: The microgametophyte of the *Podocarpineae*. (The Americ. Natur. XLI. [1907] 355—364.) (1.)

Kildahl, N. Johanna: The morphology of *Phyllocladus alpinus*. (Bot. Gaz. XLVI. [1908] 339—348, t. 20—22.) (1.)

—— Affinities of *Phyllocladus*. (Bot. Gaz. XLVI. [1908] 464—465.) (2.)

Kubart, Bruno: *Podocarpoxylon Schwendae*, ein fossiles Holz von Attersee (Oberösterreich). (Österr. Bot. Ztschr. LXI. [1911] 161—177.) (1.)

Lawson, A. A.: The gametophytes, fertilization and embryo of *Cephalotaxus drupacea* (Ann. of Bot. XXI. [1907] 1—23, t. 1—4.) (1.)

Lloyd, Francis E.: Vivipary in *Podocarpus*. (Torreya II. (1902] 113—117.) (1.)

Lotsy, J. P.: Vorträge über botanische Stammesgeschichte III. 1 [1911].) (1.)

Norén, C. O.: Zur Kenntnis der Entwickelung von *Saxegothaea conspicua* Lindl. (Svensk Bot. Tidskr. II. (1908] 101—122, t. 7—9.) (1.)

Oliver, F. W.: The ovules of the older gymnosperms. (Ann. of Bot. XVII. [1903] 451—476, t. 24.) (1.)

Penhallow, D. P.: The anatomy of the North American Coniferales. (Americ. Natur. XXXVIII. [1904] 243, 331, 523, 691.) (1.)

Pilger, R.: Die Morphologie des weiblichen Blütensprößchens von *Taxus*. (Engl. Bot. Jahrb. XLII. [1909] 241—250.) (1.)

Robertson, Agnes: Spore formation in *Torreya californica*. (The New Phytol. III. [1904] 133—148, t. 3—4.) (1.)

—— Studies in the morphology of *Torreya californica*. II. The sexual organs and fertilization. (l. c. 205—210, t. 7—9.) (2.)

—— The *Taxoideae*: A phylogenetic study. (l. c. VI. [1907] 92—102, t. 1.) (3.)

—— Some points in the morphology of *Phyllocladus alpinus* Hook. (Ann. of Bot. XX. [1906] 259—265, t. 17—18.) (4.)

Sinnott, Edmund W.: The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpineae*. (Ann. of Bot. XXVII. [1913] 39—82, t. 5—9.) (1.)

Spiess, K. v.: *Ginkgo*, *Cephalotaxus* und die Taxaceen. Eine phylogenetische Studie. (Österr. Bot. Ztschr. LII. [1902] 432, 469, LIII.]1903] 1.) (1.)

Spratt, Ethel R.: The formation and physiological significance of root nodules in the *Podocarpineae*. (Ann. of Bot. XXVI. [1912] 801—814, t. 77—80.) (1.)

Stiles, W.: The anatomy of *Saxegothaea conspicua* Lindl. (The New Phytol. VII. [1908] 209—222.) (1.)

—— A note on the gametophytes of *Dacrydium*. (l. c. X. [1911] 342.) (2.)

—— The *Podocarpeae*. (Ann. of Bot. XXVI. [1912] 443—514, t. 46—48.) (3.)

Thomson, R. B.: The megaspore-membrane of the Gymnosperms. (Univ. of Toronto Stud., Biolog. Ser., no. 4 [1905] 1—64, t. 1—5.) (1.)

—— On the pollen of *Microcachrys tetragona*. (Bot. Gaz. XLVII. [1909] 26—29, t. 1—2.) (2.)

—— The megasporophyll of *Saxegothaea* and *Microcachrys*. (l. c. 345—354, t. 22—25.) (3.)

—— Note on the pollen of *Microcachrys*. (l. c. XLVI. [1908] 465—466.) (4.)

Tison, A.: Sur le *Saxe-Gothaea conspicua* Lindley. (Mém. Soc. Linn. Normand. XXIII. [1909] 137—160, t. 9—10.) (1.)

—— Le nucelle stigmatifère et la pollinisation chez le *Saxe-Gothea conspicua*. (Cptes. Rend. Ac. Sc. Paris CXLVII. [1908] 137—139.) (2.)

Vierhapper, F.: Entwurf eines neuen Systemes der Coniferen. (Abh. k. k. Zool.-Bot. Ges. Wien V. [1910] Heft 4.) (1.)

Worsdell, W. C.: The morphology of the »flowers« of *Cephalotaxus*. (Ann. of Bot. XV. [1901] 637—652, t. 35.) (1.)

Young, Mary S.: The male gametophyte of *Dacrydium*. (Bot. Gaz. XLIV. [1907] 189—196, t. 19.) (1.)

—— The morphology of the *Podocarpineae*. (l. c. L. [1910] 81—100.) (2.)

2. Anatomie.

a. Anatomie der Blätter.

C. Bernard (1) macht ausführliche Angaben über das sogenannte Transfusionsgewebe in den Blättern der Coniferen; nach seiner Ansicht ist es ein zentripetales Xylem. Worsdell hatte es als eine seitliche Verlängerung des zentripetalen Xylems betrachtet; da dieses durch das zentrifugale Xylem ersetzt wird, bleibt allein das Transfusionsgewebe übrig. Nach Bernard ist diese Trennung nicht nötig, es ist eben das zentripetale Xylem. Das Transfusionsgewebe befand sich ursprünglich an der zentralen Seite des Protoxylems. Bei der Abplattung der Blätter und dem Wachstum des zentrifugalen Xylems wurde es allmählich seitlich gestellt und zerfiel in zwei seitliche Flügel; einige Elemente an der Ventralseite des Protoxylems weisen noch manchmal auf die ursprüngliche Stellung hin.

Nach dieser Deutung ist das zentripetale Holz phylogenetisch wichtig. Es wird immer mehr vermindert: Bei den Cycadeen ist es im Stamm verschwunden, dominiert aber noch in den Blättern, bei den Coniferen sehen wir eine stärkere Regression, bei den Gnetaceen wurde es nur für die reduzierten Blätter von *Ephedra* und die Brakteen von *Gnetum* nachgewiesen, bei den Angiospermen ist es ganz geschwunden. Ein Zeichen für den anzestralen Charakter ist es auch, daß es in den Keimblättern stärker entwickelt ist. Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; Bernard hat zahlreiche Arten von *Podocarpus* studiert, dann Arten von *Phyllocladus* und *Torreya*.

Nicht zu verwechseln mit dem Transfusionsgewebe ist das transversale Hydrostereom (Querparenchym), das verholzt oder unverholzt sein kann. Bernard sagt darüber (1. p. 306): »Chez *Podocarpus* et *Cycas*, le »parenchyme transversal« des auteurs (»tissu de transfusion accessoire« de Worsdell) qui peut, physiologiquement, être la continuation du bois centripète et qui, par l'analogie des éléments peut, surtout chez *Cycas*, être l'occasion d'erreurs joue plus souvent le rôle de soutien et doit être absolument séparé du centripète au point de vue morphologique. Les ressemblances entre les deux tissus ne proviennent, comme je l'ai rappelé à plusieurs reprises, que des fonctions identiques. Pour éviter une regrettable confusion de termes, j'ai proposé d'appeler le »parenchyme transversal« des auteurs »Hydrostéréome transversal«.

Zahlreiche Einzelheiten über die Anatomie des Blattes von *Podocarpus* finden sich auch in der Arbeit von Stiles (3).

b. Anatomie der Wurzel und des Stammes.

Ethel R. Spratt (1) berichtet über die Wurzelknöllchen der Podocarpoideen. Nobbe und Hiltner hatten (1899) gezeigt, daß durch diese freier Stickstoff aufgenommen werden kann. Diese Autoren fanden hyphen-

ähnliche Strukturen in den Zellen und nahmen das Vorkommen einer Mycorrhiza an. Das ist ein Irrtum. Es wird von Spratt das Auftreten von Bakterien nachgewiesen, die freien Stickstoff assimilieren können, und zwar handelt es sich wie bei den Leguminosenknöllchen oder wie bei denen von *Alnus* und *Myrica* um *Pseudomonas radicicola*. Diese Form wurde isoliert und in geeigneten Medien kultiviert. Die Knöllchen sind modifizierte Seitenwurzeln, sie perennieren und sind unverzweigt, nur bei *Saxegothaea* öfters gegabelt. Sie erzeugen mehr oder weniger reichlich Wurzelhaare und durch diese kommen die Bakterien in die Knöllchen hinein. In den Zellen der Knöllchen treten sie dann als Zoogloea auf und sind so von den früheren Autoren mit Hyphen verwechselt worden. Die Knöllchen wurden konstatiert bei *Podocarpus*, *Microcachrys*, *Dacrydium*, *Saxegothaea*, *Phyllocladus*.

Über die Anatomie des Stammes finden sich zahlreiche Angaben in den Arbeiten von Gothan, der zum Vergleich mit fossilen Hölzern den Bau rezenter Taxaceenhölzer studiert hat. Charakteristisch für die Podocarpeen ist die »podocarpoide« Tüpfelung der Markstrahlen (unter Markstrahltüpfel werden die den Hydrostereiden angehörigen Tüpfel verstanden, die auftreten, wo eine Markstrahlzellwand an die Holzzelle stößt). Die rundliche Hofbegrenzung ist hier deutlich, mehr ins Auge fallend aber ist der Porus, der von schmal-elliptischem Umriß und stark aufwärts gerichtet ist. Besonders im Frühholz kommen aber bei vielen Podocarpeen auch Eiporen als Markstrahltüpfel vor, d. h. der Porus nimmt an Größe immer mehr zu und erreicht schließlich die Größe der Behöfung (Eiporen). Die Eiporigkeit ist also nicht nur für *Phyllocladus* charakteristisch, wie früher angenommen wurde. Auch Kubart bemerkt (1) beim Vergleich rezenter *Podocarpus*-Hölzer mit dem fossilen *Podocarpoxylon*, daß die Markstrahltüpfel bei *P. falcatus* einen spaltenförmigen bis elliptischen Porus haben, daß aber z. B. bei *P. andinus* Eiporen oder Übergänge dazu vorhanden sind. Bei *Saxegothaea* fand Gothan (1. S. 57), daß die horizontalen Wände der Markstrahlen ähnlich wie die von *Abies* rundliche Lochporen haben, während die Tangentialwände glatt, ungetüpfelt sind. Die Tüpfel der Tracheiden sind bei den Podocarpoideen einreihig, nur bei *Saxegothaea* sind sie nach Gothan und nach Tison 1—2-reihig. Im Mark von *Podocarpus*-Arten kommen Nester von Steinzellen vor, wie sie z. B. auch für *Torreya* bekannt sind. Tison (1, S. 140) beschreibt für die äußere Region der sekundären Rinde von *Saxegothaea* zahlreiche Steinzellen mit sehr dicker Wand, die in unregelmäßigen Streifen angeordnet sind. Das ist ähnlich wie bei den Araucariaceen, besonders *Agathis*.

Über die Anatomie der Blattzweige von *Phyllocladus* finden sich Angaben bei A. Robertson (4, S. 260). Das Assimilationsgewebe ist etwas differenziert, am meisten bei *Ph. trichomanoides*, wo auf der einen Seite deutlich Palissaden ausgebildet sind. Die Epidermiszellen haben eine starke

Cuticula; eingesenkte Spaltöffnungen finden sich auf beiden Seiten des Phyllocladiums. Am bemerkenswertesten ist das Vorkommen von zentripetalem Xylem in den seitlichen Gefäßbündeln; es besteht aus weiten Tracheiden, die (wie bei *Taxus*) Spiralverdickung und Hoftüpfel haben. Die gleiche Wandbildung weisen auch die Elemente des normalen Xylems in den Phyllocladien und in den Achsen auf.

3. Podocarpoideae.

(Blüte und Beziehung zu anderen Gruppen.)

a. Morphologie der weiblichen Blüte und Gefäßbündelverlauf.

Bei den folgenden Nachträgen zur Morphologie der weiblichen Blüte der Podocarpoideen und der Betrachtung des Gefäßbündelverlaufes benutze ich die auch im »Pflanzenreich« angewandte Nomenklatur: Der weibliche Sproß wird als Einzelblüte bezeichnet, seine Achse trägt eine Anzahl von Carpiden; an diesen oder an dem Epimatium, einem ligula-artigen Auswuchs des Carpides, sitzen die Samenanlagen, die von nur einem Integument umgeben sind.

I. Nachträge zur Morphologie der weiblichen Blüte.

α) *Saxegothaea*. Ausführliche Angaben finden sich in den Arbeiten von Norén (1) und Tison (1). Nach Norén sind die Samenanlagen nahe dem Grunde des Carpides inseriert und stehen anfangs aufrecht, im rechten Winkel zu ihnen, so daß die Mikropyle gegen die Rückseite des vor ihr stehenden Carpides gerichtet ist. Durch sekundäres Wachstum des Carpides werden die Samenanlagen allmählich mehr einwärts gegen die Blütenachse gewendet und auch durch das basale Dickenwachstum des Carpides mehr und mehr in dieses eingesenkt. Zur Zeit der Bestäubung ist nach Tison die Samenanlage schon ganz umgewendet.

Das Epimatium steht schon in sehr jungen Stadien im innigen Zusammenhang mit dem Integument und wird erst später nach oben zu durch Wachstum des oberen Teiles frei. So haben wir auch hier schon den Anfang der für die fortgeschritteneren Gattungen der Podocarpoideen so charakteristischen Verwachsung der Samenanlage mit dem Epimatium. Es bildet später auf der äußeren Seite des Samens einen Mantel bis zu $1/2$ oder $2/3$ des Umfanges, geht also nicht ganz um ihn herum. Da nach der Bestäubung die Samenanlage ganz umgekehrt ist und das Epimatium beinahe die Länge des Integumentes erreicht, so verbirgt es die Samenanlage vollständig. Nach Tison erreicht das Epimatium die Basis des Carpides und ist im unteren Teil nur mit dessen Oberfläche verwachsen. Hiernach säße die Samenanlage ganz auf dem Epimatium. S. 143: »Sur la face interne de la bractée, et près de sa base, on remarque une lame de tissus plus jeune, différente de celle de la bractée. A l'extrémité

supérieure de cette lame, s'insèrent l'epimatium et l'ovule, dans de telles conditions, qu'ils semblent en être le prolongement et la terminaison. Dans les cônes plus âgés, la croissance intercalaire et la différenciation des tissus masquent plus ou moins cet état primitif.«

Der Bau des Nucellus ist von dem aller anderen Podocarpoideen abweichend, wie beide erwähnten Autoren darlegen. Er ist vom Integument bis zum Grunde frei und wird von ihm nicht völlig eingeschlossen, sondern wächst durch die Mikropyle hindurch und erweitert sich über ihr knopfartig. Dieser breite, aus der breiten Mikropyle hervorragende Nucellus-Gipfel zeigt an der Oberfläche eine leichte Sekretion. Er spielt also die Rolle einer Narbe, der er auch in der Form gleicht; dadurch wird die durch die Lage der Samenanlage schwierige Bestäubung erleichtert. Bei anderen Coniferen wird nach der Bestäubung die Mikropyle geschlossen und so der keimende Pollen geschützt. Dies kann natürlich hier nicht geschehen, dafür aber wachsen die Carpiden am Grunde und schließen so den Zugang zur Samenanlage ab. Auch bei *Araucaria* hat der Nucellus-Gipfel die Funktion einer Narbe, doch ist das Hervortreten lange nicht so ausgeprägt. Nach dem trockenen Material, das von *Saxegothaea* mir nur vorlag, deutete ich den Sachverhalt nicht richtig, ich bemerkte nur (S. 43): micropyle lata, exsudatione siccata in specimine siccato haud rite explicanda clausa.

Erwähnenswert ist noch eine Beobachtung von Thomson (3, S. 348). Er fand, daß an einigen unteren Carpiden einer Blüte die Samenanlage an der Unterseite des Carpides stand. Bei dieser Stellung fehlte das Epimatium. Hier steht also die Samenanlage ohne Zweifel direkt am Sporophyll.

β) *Microcachrys.* Nach Stiles (3, S. 467) ist in der jungen Blüte die Samenanlage nahe der Spitze des Carpides inseriert und aufrecht; Epimatium und Integument sind in der unteren Hälfte miteinander verwachsen. Das Epimatium umgibt die Samenanlage nur außen. Die umgekehrte Stellung der Samenanlage kommt erst später durch nachträgliches basales Wachstum des Carpides zustande. Die Carpelle schwellen schließlich an und werden rot; sie bleiben völlig voneinander getrennt, während die Carpelle von *Saxegothaea* sich teilweise vereinigen.

γ) *Dacrydium.* Sinnott (1, S. 48—49) bemerkt, daß bei *D.* der Nucellus ganz frei vom Integument ist. *D. Bidwillii* wird als ein Übergang zu *Podocarpus* beschrieben. Daß diese Art wegen des freien Epimatiums zu *Dacrydium* zu stellen ist und den Übergang zu *Podocarpus* vermittelt, wurde von mir in der Bearbeitung im Pflanzenreich schon mit aller Schärfe gezeigt. Davon bemerkt Sinnott nichts, wie er überhaupt meine Arbeit gar nicht erwähnt.

Nach Stiles (3, S. 468) sitzt die Samenanlage bei *D. Franklini* nicht auf dem Epimatium, sondern auf dem Carpid selbst, nahe dessen Spitze,

also ähnlich wie bei *Microcachrys*. Hiernach ist also bei dieser Art ein Übergang zu dem gewöhnlichen Verhalten bei *Dacrydium* zu finden. Bei *D. cupressinum* ist dann auch nach Stiles (l. c. S. 469) die Samenanlage auf das Epimatium gerückt: »On the upper surface of the sporophyll and near its base is borne an outgrowth which arches over the ovule in the form of a hood. This is the epimatium and the solitary ovule is borne on this and not on the scale itself as in *Dacrydium Franklini*.«

Über Verbildung und gelegentliches Fehlen des Epimatiums berichtet Stapf bei *Dacrydium Gibbsiae* (Journ. Linn. Soc. XLII. [1914] 193). In einem Falle waren in der Blüte zwei Samenanlagen vorhanden, die obere stand in der Achsel eines Carpides ohne Epimatium. Im zweiten Falle war nur eine Samenanlage in der Blüte vorhanden, das Carpid war im unteren Teil gerippt wie ein Epimatium, aber das Epimatium war nicht vom Carpid getrennt. Stapf meint, daß hier die Braktee (das Carpid) fehlt: »The most plausible explanation of this condition seems to be that those seeds were truly terminal and therefore destitute of the supporting bract«. Ich sehe im Gegenteil hier nur, daß, ähnlich wie oben für *Saxegothaea* erwähnt, das Epimatium gelegentlich nur andeutungsweise vorhanden ist oder gänzlich fehlt.

δ) *Podocarpus*. Nach Sinnott (1) ist bei den von ihm untersuchten Arten von *Eupodocarpus* der Nucellus ungefähr in seiner oberen Hälfte frei vom Integument. Für *P. vitiensis* bemerkt Gibbs (1), daß die freien Spreiten der Schuppen am Stiel der weiblichen Blüte ziemlich stark entwickelt sind und bis zum Fertilisationsstadium persistieren; im jungen Blütenstadium schließt die Lamina des Carpids Epimatium und Samenanlage zum Schutz ein, das Epimatium tritt erst allmählich hervor.

II. Der Gefäßbündelverlauf in der weiblichen Blüte.

Der Gefäßbündelverlauf in der weiblichen Blüte der Podocarpoideen richtet sich im allgemeinen nach dem für die Coniferen mehr oder weniger geltenden Schema: Die Achse der weiblichen Blüte zeigt einen Ring von Gefäßbündeln mit je einem Harzkanal in der Rinde; ein Bündel wird in jedes Carpid abgegeben; von ihm gehen für die Versorgung der Samenanlage zwei Bündel aus mit umgekehrter Orientierung; diese Bündel können vom Carpidbündel mehr oder weniger unabhängig werden. Da dem Gefäßbündelverlauf von mehreren Autoren eine größere Wichtigkeit auch in phylogenetischer Hinsicht beigelegt wird, so ist es am Platze, die mannigfachen Modifikationen des obigen Schemas etwas eingehender zu betrachten. Bei *Saxegothaea* ist der Verlauf nach Stiles (1) und Tison (1) folgender: Von der Blütenachse geht für das Carpid ein Bündel mit Harzkanal von der Achse aus; ein wenig oberhalb der Insertion des Carpides zweigen sich davon nach der Innenseite zu zwei kleinere Bündel ab, die in bezug auf die Lage des Leptoms und Hadroms umgekehrt orientiert sind wie

das Carpidbündel. Sie dienen der Ernährung der Samenanlage und nehmen Richtung auf diese zu. Nach ihrer Abgabe teilt sich das Hauptbündel in eine Anzahl von Zweigen, die sich in einem Bogen anordnen; die randständigen Zweige, sich nach innen krümmend und umgekehrte Orientierung gewinnend, verstärken die Gruppe der Samenanlagenbündel. Weiter oben vereinigen sich die Carpidbündel wieder in ein einziges, das bis nach dessen Spitze verläuft; das Carpid hat also nach oben zu wie die sterilen Schuppen ein einzelnes Bündel. Neben dem Hinzufügen einiger Zweige der Carpidgruppe wird die Samenanlagengruppe auch noch durch Teilung einer der beiden ursprünglichen Bündel vermehrt. Schließlich aber findet wieder Vereinigung statt und in der Basis des Ovulums sind nur zwei Bündel vorhanden, während ein drittes kleineres bis dicht heran reicht. Nach Tison kann aber der Bündelverlauf auch viel einfacher sein: So können die beiden Samenanlagenbündel dauernd ungeteilt bleiben, während sich das Carpidbündel nur in die Zweige teilt, von denen die äußeren umgekehrte Orientierung gewinnen; ja es kann auch das Carpidbündel sogar ganz ungeteilt bleiben. Diese Variation bei derselben Art ist sehr bemerkenswert; eine bedeutende Komplikation kann neben sehr einfachem Verlauf vorhanden sein.

Der letztere entspricht dem, was für *Microcachrys* bekannt ist (Stiles 3, S. 467): Von der Blütenachse geht ein Gefäßbündel für das Carpid aus; kurz nach seinem Eintritt in das Carpid gibt es nach oben zu ein Bündel ab, das umgekehrt orientiert wird; beide liegen dicht beieinander. Schließlich geht das obere für die Samenanlage bestimmte Bündel in die Höhe, teilt sich nahe der Basis der Samenanlage und die Zweige gehen in die Basis des Integumentes.

Bei *Dacrydium* sehen wir das Epimatium im Verhältnis zum Carpid eine immer größere Rolle spielen, und so wird auch hier die Bündelversorgung in ihm eine reichlichere. Wie bei *Saxegothaea* und *Microcachrys* bleibt zunächst auch bei *Dacrydium*-Arten mit kleinerem Epimatium dieses von Gefäßbündeln frei. Bei *D. Franklini* (Stiles 3, S. 468) gibt das Carpidbündel zwei Bündel mit umgekehrter Orientierung ab und zwar etwas über der untersten Basis des wenig herablaufenden Carpids; sie führen keinen Harzkanal und endigen unterhalb des Nucellus. Bei *D. cupressinum* (Sinnott 1) gehen die beiden Bündel in die Basis des Epimatiums, auf dem die Samenanlage sitzt und treten sofort in den Grund der Samenanlage ein, wo sie erlöschen; der ganze Mantel des Epimatiums besitzt keine Gefäßbündel. Anders bei *D. Bidwillii* mit seinem großen, um die Samenanlage herumgeschlagenen Epimatium. Hier gehen die beiden Bündel mit umgekehrter Orientierung durch dieses hindurch. Es zeigt sich hier schon die Regulation des Bündelverlaufs nach den Bedürfnissen der Ernährung. Die beiden Bündel sind zur Ernährung der Samenanlage da. Ist das Epimatium noch wenig entwickelt, steht die Samenanlage noch

eigentlich auf dem Carpid, so erhält es kein Bündel (*Saxegothaea*, *Microcachrys*). Bei den typischen Dacrydien, bei denen die Samenanlage auf der Basis des Epimatiums sitzt, gehen die Bündel direkt durch diese in den Grund der Samenanlage. Ist nun das Epimatium stark entwickelt und sitzen die Samenanlagen auf ihm (*Podocarpus*), so müssen die Bündel naturgemäß ins Epimatium eintreten, um zur Basis der Samenanlage zu gelangen, der sie zustreben. Somit erlöschen sie dann auch meist am Gipfel des Epimatiums. Ist dieses aber sehr stark entwickelt, so können noch Zweige der Bündel in dessen ventrale Seite zur weiteren Ernährung abgegeben werden. Einige Einzelheiten seien darüber noch nach den neueren Forschungen mitgeteilt. Bei *Podocarpus totara* und *P. nivalis* (SINNOTT 1) vereinigen sich die beiden Bündel, die sich vom Bündel des Carpids am Grunde abgetrennt haben, wieder, ein Bündel tritt in die Basis des Epimatiums ein, dann trennen sich die beiden Bündel wieder und laufen im Epimatium entlang, mit umgekehrter Orientierung (Xylem nach außen gewandt). In der Gegend der Basis des Ovulums geben sie noch einen kleinen Zweig in diese ab und erlöschen dann an der stumpfen Spitze des Epimatiums. Reichlicher ist die Versorgung bei *P. elatus*. Hier teilt sich das aus der Vereinigung der beiden Bündel entstandene und in die Basis des Epimatiums eintretende Bündel in drei, die im Epimatium entlanglaufen; die beiden seitlichen geben dann von der Spitze des Epimatiums noch vier Bündel ab, die an dessen ventraler Seite bis zur Gegend der Mikropyle herablaufen. Bei *P. spicatus* gehen die beiden Hauptbündel des Epimatiums bis in dessen ventrales Ende. Bei *P. vitiensis* (GIBBS 1, S. 536) hat das Epimatium vier getrennte Bündel, die an seinem oberen Ende eine ringartige Ausbreitung am Grunde der Samenanlage erfahren und dann sich noch einmal teilen, so daß acht Zweige weiter herablaufen. Bei *P. nagi* (STILES 3, S. 475) hat das Carpid eine Reihe von 4—5 Bündeln, ist also parallelnervig wie die Blätter; am Grunde des Epimatiums findet sich auch eine Reihe von 3—4 Bündeln, deren Teilung noch stärker als bei *P. vitiensis* ist. Bei *P. dacrydioides* sind Carpid und Epimatium verwachsen; ein Bündel geht ins Carpid und zwei mit umgekehrter Orientierung ins Epimatium; das Carpidbündel und die des Epimatiums sind selbständig und gehen getrennt aus dem Gefäßbündelzylinder der Achse hervor (GIBBS 1). Die Tatsache, daß hier keine »vascular connexion« zwischen Carpid und Epimatium besteht, wird von GIBBS besonders hervorgehoben als Beweis dafür, daß keine Einzelblüte, sondern eine Infloreszenz vorliegt mit fertilen Brakteen. Wie steht es nun damit? Bei *Saxegothaea* gehen die Bündel für das Ovulum deutlich von dem Carpidbündel aus; auch bei *Dacrydium* sind die Bündel für das Ovulum noch mit dem Carpidbündel im Zusammenhang, wenn sie sich auch schon früh trennen, dicht über dem Einschnitt, den die Basis des Carpids macht. Bei *Podocarpus* ist es ähnlich, oder aber die Bündel

sind ganz voneinander getrennt. Im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung wird das immer stärker hervortretende Epimatium immer mehr mit Gefäßbündeln versorgt, zugleich wird auch die Selbständigkeit der Bündel immer größer. Wir müssen aber auf den Typus von *Saxegothaea* und *Microcachrys* in unserer Betrachtung zurückgehen. Ich möchte dabei auch auf *Araucaria* hinweisen. Bei dieser Gattung gibt die Achse der weiblichen Blüte gewöhnlich für das Carpid ein Bündel ab, das wiederum ein Bündel mit umgekehrter Orientierung abzweigt; hieraus schloß z. B. Lotsy, daß bei *Araucaria* einfache Sporophylle mit einer Ligula vorliegen, im Gegensatz etwa zu *Pinus*, bei welcher Gattung zwei getrennte Bündel die Achse verlassen; nun hat aber Worsdell für *A. Bidwillii* nachgewiesen, daß die beiden Bündel, die sich in der Carpidbasis befinden, in verschiedener Höhe dem Bündelsystem der Achse entspringen. Dazu bemerkt Seward: »So far as we are aware, the separate origin of the bundles is peculiar to this species, but in the view of the stoutness of the scale we see no fatal objection to the suggestion, that, in the course of evolution, bundles which are formerly united at their point of exit from the axis, afterwards pursued a separate course to the vascular tissue of the central cylinder.« Das entspricht ganz unserer oben dargelegten Anschauung für die Podocarpoideen.

b. Männliche Blüte und Pollen.

Die Linie der Dehiscenz der Pollensäcke ist schief oder quer; ersteres ist der Fall z. B. bei *Saxegothaea*, *Podocarpus spinulosus* und einigen anderen Arten, bei *Phyllocladus*, letzteres z. B. bei *Dacrydium elatum* und *D. Colensoi* (Stiles 3).

Die Pollenkörner sind geflügelt. Eine Ausnahme macht nur *Saxegothaea*. Die reifen Pollenkörner messen hier 40—45 μ im Durchmesser und haben eine glatte oder äußerst fein gewellte Oberfläche (Norén 1). Bei *Microcachrys* haben (Thomson 2, S. 27; 4, S. 466) die Pollenkörner meist 3 Flügel, seltener 4, auch sogar 5 und 6; die Flügel sind oft nur schwach entwickelt. Bei *Podocarpus* § *Eupodocarpus* und § *Stachycarpus* haben die Pollenkörner immer 2 große Flügel, *P. dacrydioides* besitzt Pollenkörner mit 3 Flügeln (Sinnott 1, S. 53). Der Flügelung des Pollens ist phylogenetischer Wert beigemessen worden; sie kann als eigener Charakter bei den Podocarpeen entstanden sein, wobei dann *Microcachrys* einen Übergang von *Saxegothaea* zu *Podocarpus* darstellen würde; oder das Fehlen der Flügel bei *Saxegothaea* und ihre schwache Entwicklung bei *Microcachrys* ist eine Reduktionserscheinung. Darauf wird noch zurückzukommen sein.

c. Entwicklung des männlichen Gametophyten.

Im allgemeinen ist zu bemerken, daß wie bei den anderen Coniferen der freie Kern des Pollenkernes sich teilt, um den Kern des Pollenschlauches und die generative Zelle zu bilden; letztere teilt sich in die Stiel- und Körperzelle (»stalk cell« und »body cell«). Die Körperzelle teilt sich in zwei männliche Zellen bzw. Kerne. Im Gegensatz zu den Taxoideen werden bei den Podocarpoideen (ebenso wie bei den Abietineen) Prothalliumzellen entwickelt. Norén möchte für die von Engländern und Amerikanern »generative cell« genannte Zelle lieber den Ausdruck Antheridiumzelle gebrauchen und meint, daß man als generative Zelle eher die Mutterzelle der Spermazellen, »body cell«, bezeichnen sollte. Bei *Saxegothaea* werden (Norén 1) zunächst im Pollenkern zwei kleine Prothalliumzellen abgeschnitten, deren Wände nicht deutlich sind; ihre Kerne teilen sich wiederum transversal oder nur der der zweiten; Querwände sind nicht zu entdecken. Die Tochterkerne können gut ausgebildet sein oder bald degenerieren. Dann wird ein großer freier Kern, der Schlauchkern, und eine Zelle, die generative Zelle, gebildet. Schließlich teilt sich die letztere noch einmal. Das reife Pollenkorn enthält also 3—4 Prothalliumzellen, die generative Zelle (oder nach der gewöhnlichen Bezeichnung Körperzelle) den Stielkern und den Schlauchkern. Bei *Microcachrys* sind (Thomson 2) vier Prothalliumzellen (durch antiklinale Teilung der beiden ursprünglichen Prothalliumzellen) vorhanden oder auch nur drei, wenn eine Teilung ausbleibt. Das gleiche gilt für *Dacrydium*. Da die Prothalliumkerne später frei werden, sind dann im Pollenkorn die Körperzelle und 5—6 Kerne vorhanden (3—4 Prothalliumkerne, der Stielkern und der Schlauchkern). Bei *Podocarpus* ist die Zahl der Prothalliumzellen wechselnd. Nach Burlingame (1, S. 169) bildet *P. nivalis* zwei primäre Prothalliumzellen aus, die sich meist nicht weiter teilen, gelegentlich wurde eine Teilung der ersten beobachtet. Bei *P. Hallii* kann nur eine Prothalliumzelle vorkommen, die sich antiklin teilt oder nicht, oder es sind zwei primäre Zellen vorhanden, die sich meist beide teilen; die Teilungen können noch weiter fortgesetzt werden bis zu acht Prothalliumzellen. Die Teilungen sind mitotisch. Acht Prothalliumzellen geben auch Brooks und Stiles (1, S. 309) für *P. spinulosus* an, sowie Jeffrey und Chrysler, die die Sache zuerst untersucht haben, für *P. ferrugineus*. Die letzteren Autoren berichten auch über eine eigentümliche Beobachtung, daß nämlich die generative Zelle zwei seitliche kleine Zellen abgibt, deren Bedeutung nicht klar ist. Es ist dies eine Proliferation, die der antiklinalen Proliferation der ursprünglichen beiden Prothalliumzellen entspricht (1, S. 364): »The anticlinal proliferation of the prothallial cells in some cases is accompanied by a similar proliferation of the generative cell, an abnormality which appears to have been described in no other Gymnosperms.« Eine

ähnliche Bildung bei *Phyllocladus* (vergl. dort) erklärt Young für einen Teil der Stielzelle.

d. Weiblicher Gametophyt, Embryo und Frucht.

Sinnott (1) gibt für einige Arten Daten über die Dauer der Samenentwicklung: Bei *Podocarpus totara* in Neu-Seeland werden die jungen weiblichen Blüten Anfang Oktober sichtbar, die Bestäubung erfolgt Mitte des Monats, die Befruchtung in der zweiten Hälfte des November. Die Samenanlage hat dann $^{2}/_{3}$ der Größe des reifen Samens. Reif werden die Samen im Februar. Viel längere Zeit, nämlich 18 Monate ungefähr, beansprucht die Entwicklung bei *P. ferrugineus* und *P. spicatus*. Die jungen weiblichen Blüten erscheinen Anfang Oktober und werden 2—3 Wochen später bestäubt, aber der Embryosack ist erst befruchtungsreif im Januar des übernächsten Jahres. Der Same reift dann im März. Die Zeit zwischen Erscheinen der weiblichen Blüten und Reife ist auch stark vom Klima abhängig, z. B. viel kürzer bei dem montanen *P. nivalis* als bei *P. elatus*. Bei *Dacrydium Bidwillii* ist der Cyclus in einer Saison abgeschlossen, bei *D. cupressinum* geht er ebenso wie bei *Podocarpus* § *Stachycarpus* über zwei. Vom Gametophyten von *Podocarpus totara* und einigen anderen Arten von *Eupodocarpus* berichtet Sinnott (1). Über die Entstehung des Embryosackes ist nichts besonderes zu bemerken, außer daß er von einem Gewebe von plasmareichen Zellen zur Ernährung umgeben ist (»spongy tissue«), das verschwindet, während der Embryosack seine volle Größe erreicht. Dieses »spongy tissue« erwähnt auch Norén für *Saxegothaea* (1, S. 114): »Sie (d. h. die Embryosackmutterzelle) ist meistens von einem wohlausgebildeten, aus großen, plasmareichen Zellen bestehenden Gewebe umgeben, das ohne Zweifel als ein mehrzelliges Archespor anzusehen ist, dessen Zellen ihren ursprünglichen Charakter als Sporenmutterzellen verloren haben und jetzt zu einem Nahrungsgewebe für den jungen Embryosack geworden sind. Dieses Gewebe scheint, wenigstens zum Teil, mit dem »spongy tissue« der Engländer und Amerikaner identisch zu sein.«

Bei *P. totara* (Sinnott 1) werden 3—6 Archegonien aus Oberflächenzellen angelegt. Die primäre Halszelle teilt sich in eine irreguläre Gruppe von Zellen. Der Kern der Zentralzelle teilt sich in den Eikern und den Bauchkanalkern. Der letztere verschwindet früher oder später, es ist keine ausgebildete Bauchkanalzelle vorhanden. Während der funktionierende männliche Kern mit dem Eikern fusioniert, können der zweite männliche Kern und mehrere Kerne aus dem Pollenschlauch im oberen Teil des Archegoniums beobachtet werden. Aus der befruchteten Eizelle entstehen 16 Kerne, die dann durch Wände getrennt werden; am Grunde des Proembryos ist eine Zelle, die dann den Embryo bilden soll, darüber 7—9 Suspensorzellen, die sich zu Schläuchen verlängern, darüber einige Ro-

settenzellen, die bald verschwinden. (Nach Coker sind bei *P. coriaceus* 14 Suspensor- und 14 Rosettenzellen vorhanden.)

Bei *P. dacrydioides* findet eine ähnliche Entwicklung statt. Es sind 5—12 Archegonien vorhanden. Das »spongy tissue« ist weniger auffallend. Arten von § *Stachycarpus* (*P. ferrugineus*, *P. spicatus*) zeigen größere Unterschiede. Es wird kein »spongy tissue« ausgebildet. Es sind 2—3 Archegonien vorhanden, die auffallend groß sind, oft bis 2 mm lang. Die primäre Halszelle teilt sich hier in eine Rosette von 8—12 Zellen. Anstatt der einen Zelle am unteren Ende der Suspensorgruppe wird hier sogleich eine Gruppe von Zellen entwickelt, die dann durch die Suspensorschläuche vorgeschoben wird.

Bei *Dacrydium cupressinum* sind nur drei Archegonien vorhanden; die Entwicklung des Proembryo verläuft wie bei *Eupodocarpus*, doch kann er sich spalten, und einzelne Suspensorschläuche können kleine Embryonen entwickeln.

In bezug auf die Frucht ist noch folgendes zu bemerken. Nach Gibbs (1, S. 553) hat die Schwellung der Karpellbasen (das Rezeptakulum) bei *Eupodocarpus* keine Beziehung zur Samenverbreitung durch Vögel, da sie lange vor der Reife vorhanden ist; vielleicht steht die Funktion im Zusammenhang mit der Ernährung der jungen Samenanlage, man könnte an ein Wassergewebe denken.

Die Steinschicht des Samens geht nach Gibbs (1, S. 540) bei § *Stachycarpus* (*Podocarpus spicatus*) nicht aus dem Integument, sondern aus dem Epimatium hervor. Dagegen bemerkt Stiles (3, S. 474) für *P. nagi*, daß die Samenschale zwei Schichten hat: »the outer soft semi-fleshy layer (formed from the epimatium) and the inner woody layer (formed from the integument)«; und Sinnott gibt für Arten von *Eupodocarpus* an: »...the integument, which at maturity is divided into a narrow stony layer outside and a wider soft one within. It is fused throughout with the epimatium which ripens into a leathery coat and is well provided with mucilage canals or sacs.«

Lloyd (1) beschreibt Viviparie bei *Podocarpus Makoyi* (*P. macrophyllus* subsp. *maki*) im Kulturhaus im Botanischen Garten in New York. Der Embryo geht durch das ganze Endosperm hindurch, das Ende des Würzelchens liegt nahe der Mikropyle. Dann wächst der Embryo, sich abwärts krümmend, aus der Mikropyle heraus. Das weiter entwickelte Hypokotyl ist nach unten zu etwas keulig angeschwollen, wie es für vivipare Pflanzen charakteristisch ist. Schließlich fällt der Embryo mit den anderen Teilen ab; die Primärwurzel entwickelt sich oft nicht gut und wird durch Sekundärwurzeln ersetzt.

e. Auffassung der weiblichen Blüte und Beziehung der Podocarpoideen zu anderen Gruppen der Coniferen.

In der allgemeinen Betrachtung über die weiblichen Blüten der Taxaceen in der Monographie habe ich schon darauf hingewiesen, daß die Taxoideen (*Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus*) nach meiner Ansicht von den Podocarpoideen erheblich verschieden sind. Ich will also in einem besonderen Kapitel auf ihre Beziehungen zu den Podocarpoideen eingehen und ebenso vorläufig die Gattung *Phyllocladus* aus dem Spiel lassen.

Den Zapfen der Podocarpoideen betrachtete ich als eine Einzelblüte mit einer wechselnden (meist sehr geringen) Zahl von Carpiden. Diese besitzen (mit Ausnahme der Gattung *Pherosphaera*) einen (einer Ligula homolog zu setzenden) Auswuchs, das Epimatium. Das Hauptgewicht wurde auf die Erkenntnis des inneren Zusammenhanges der Gattungen in bezug auf die weibliche Blüte gelegt. Bei *Saxegothaea* und *Microcochrys* haben wir primitivere Typen vor uns, die weibliche Blüte ist am Zapfen mit einer größeren Anzahl von Carpiden, das Epimatium ist noch schwach entwickelt, die Samenanlage steht auf dem Carpid. *Dacrydium* bietet den Schlüssel für das Verständnis der Struktur bei *Podocarpus*.

Wir sehen, daß das Epimatium im Verhältnis zum Carpid immer größer wird und daß die Samenanlage auf das Epimatium übergeht und von diesem mehr oder weniger eingehüllt wird. Bei Formen wie *D. Bidwillii* schließt das Epimatium die Samenanlage, die schon durch die Biegung des Epimatiums eine inverse Stellung erhalten hat, völlig ein; die Zahl der Carpiden ist reduziert. Von dieser Struktur bis zu der von *Podocarpus* ist nur ein Schritt, der einzige Fortschritt liegt in dem Verwachsen des Epimatiums mit dem Integument der Samenanlage, das für *Podocarpus* charakteristisch ist. Auf das Verhältnis der Podocarpoideen zu anderen Gruppen der Coniferen ging ich damals nicht näher ein, doch wurde schon auf ihre näheren Beziehungen zu den Abietineen hingewiesen.

Nach dem Studium der zahlreichen neueren Arbeiten über die Gruppe, die viele Einzelheiten näher schildern und in denen vielfach die phylogenetischen Anschauungen der Autoren klargelegt werden, sehe ich mich nicht veranlaßt, meine Anschauungen zu ändern. Die Durchsicht der Arbeiten ergibt den Eindruck: soviel Köpfe, soviel Sinne; jede überhaupt mögliche Erklärung des weiblichen Zapfens ist zu finden.

Ich gehe zunächst auf die Autoren ein, die im Zapfen der Podocarpoideen eine Einzelblüte sehen. In diesem Falle kann die Meinung gelten, daß dem Zapfen der Coniferen überall dieselbe Bedeutung einer Einzelblüte beizulegen ist, oder aber, daß die Bedeutung grundverschieden ist, daß bei *Pinus* z. B. der Zapfen eine Infloreszenz darstellt, bei *Podocarpus* dagegen eine Blüte. Der letzteren Ansicht huldigt z. B. Lotsy (1), der sich auf Velenovsky u. a. stützt. Er gliedert die Coniferen in Florale (mit Einzel-

blüten) und in Inflorescentiale (mit Infloreszenzzapfen); zu den ersteren gehören *Podocarpineae* (inkl. *Saxegothaea*), *Araucarineae* und *Cupressineae*, zu den letzteren *Taxineae*, *Taxodineae*, *Abietineae*. Die Familie der *Taxaceae* wird dadurch aufgelöst, eine Ansicht, der man zustimmen kann.

Saxegothaea hat also eine Blüte mit Sporophyllen, die je ein Ovulum tragen. Der Gattung fehlen noch die Luftsäcke der Pollenkörner, die sonst für die Podocarpineen so charakteristisch sind. Sie sind offenbar eine jüngere Bildung. Bei *Microcachrys* treten sie erst spät auf und zeigen bemerkenswerte Variabilität. Damit steht *Microcachrys* zwischen *Saxegothaea* und *Podocarpus* in der Mitte. (Über die Anschauung der Reduktion bei den Luftsäcken vgl. später bei Sinnott.) Das Epimatium ist für Lotsy ein äußeres Integument. »Nur ganz junges Material und Berücksichtigung des Gefäßbündelverlaufes können hier entscheiden, und da scheint es mir bei *Saxegothaea* wenigstens außer Zweifel, daß wir es nur mit einem anatropen Ovulum zu tun haben, dessen äußeres Integument nur an der freien Seite des Ovulums entwickelt ist, wie dies bei anatropen Ovulis überhaupt üblich ist.« Schon Schumann hatte eine solche Ansicht geäußert. Sie erscheint mit der Tatsache des stufenweisen Hinaufrückens der Samenanlage auf das Epimatium (*Saxegothaea* bis *Podocarpus*) nicht verträglich; bei *Podocarpus* umgibt nicht nur das Epimatium die Samenanlage, sondern diese sitzt, vom Integument umgeben, mitten auf der gebogenen Fläche des Epimatiums. Der Gefäßbündelverlauf bietet gar keine Stütze dieser Ansicht. Ferner ist damit jede Homologisierung mit anderen Gruppen ausgeschlossen. So haben nach Lotsy wohl auch die Araucarien eine Einzelblüte, aber natürlich kein äußeres Integument; die Schuppe ist ein einfaches Sporophyll, bei *Araucaria* haben wir dann eine »sogenannte Ligula«.

Natürlich kann Lotsy, da die Abietineen »inflorescential« sind, nicht an eine Homologisierung des Epimatiums mit der Fruchtschuppe denken. »Weitere Untersuchungen sind aber, zumal bei anderen Podocarpeen, äußerst erwünscht, denn es wird sogar die Ansicht verteidigt, daß das Epimatium eine Samenschuppe sein soll, etwa wie bei den Abietineen. Diese Deutung, welche auf eine nähere Verwandtschaft von Podocarpeen und Abietineen hinweisen würde, halte ich aber schon an und für sich, aber auch wegen der großen Differenzen, welche diese zwei Gruppen in der x-Generation zeigen, für recht unwahrscheinlich.« Ich weiß nicht, warum diese Verwandtschaft »an und für sich« unwahrscheinlich sein soll, und dann ist zu bemerken, daß gerade in der »x-Generation« große Übereinstimmung herrscht (vgl. z. B. weiter unten bei Sinnott).

Ähnliche Anschauungen wie Lotsy hat Thomson (3, S. 352) betreffs der »Floralen« und »Inflorescentialen«. Der Autor hält das Sporophyll bei den Podocarpoideen für eine einfache Bildung ebenso wie bei *Araucaria*. Die Tatsache, daß die Samenanlagen bei *Saxegothaea* manchmal auf der

Unterseite stehen (vgl. oben), deutet auf die Abstammung von Formen hin, bei denen diese Stellung vorhanden war; ebenfalls deutet darauf hin die laterale Position der Samenanlagen bei *Cycas*. Ebenso nehmen ja die Autoren, die die Fruchtschuppe der Abietineen für einen Kurztrieb ansehen (Čelakovsky), an, daß die Samenanlagen auf der Unterseite der Sporophylle stehen. Wir haben also zwei große Gruppen von Coniferen, »the simple- and the complex-scale series (aplo- and diplosporophyllous forms)«.

Von Interesse ist es, daß die beiden Autoren, die *Saxegothaea* für sich betrachtet haben, an der Blütennatur des Zapfens nicht zweifelten. In der Tat wird man ja bei unbefangener Betrachtung eines Zapfens von *Saxegothaea* oder *Microcachrys*, wenn man nicht, von anderen Formen ausgehend, die weibliche Struktur dieser Gattungen einem anderswo gebildeten Schema gewaltsam einordnen will, nur den Eindruck gewinnen können, daß hier eine Blüte mit einer größeren Zahl von Sporophyllen vorliegt. Tison (1) nimmt an, daß durch Vermittlung von *Saxegothaea* die Podocarpoideen mit den Araucarieen in Verbindung gebracht werden können. Der Gefäßbündelverlauf spricht auch dafür; dieser weist auch (vergl. oben) hin auf die Annahme eines Blattes (Sporophyll) mit Anhang, spricht also gegen die Sproßnatur des Epimatiums, der Ligula der Araucarien und auch der Fruchtschuppe (1, S. 155: A mon avis, on peut considérer l'ensemble de ces deux systèmes comme appartenant à une même feuille qui différerait des feuilles végétatives par la présence d'un appendice ovulifère). Alle drei Gebilde sind homolog. Der Autor beobachtet (vergl. oben), daß das Epimatium mit dem Sporophyll bei *Saxegothaea* verwachsen und nur am oberen Ende frei ist. Das ist ähnlich wie bei den Araucarien. *Microcachrys* vermittelt dann den Übergang zu den anderen Podocarpoideen. Bei dieser Gattung entwickelt sich das Sporophyll nur noch unter der Samenanlage, die aber noch teilweise von seinem Ende bedeckt wird. Dann, bei *Podocarpus*, tritt eine weitgehende Entwicklung des Epimatiums gegenüber dem Sporophyll ein.

So kann man nach Tison annehmen, daß wenigstens bei den Araucarieen und Podocarpoideen im Conus eine einfache Blüte vorliegt. Aber dies bleibt dann auch wohl für den Zapfen aller Coniferen, und es gilt »l'opinion d'après laquelle cette écaille est une dépendance de la bractée mère et qui, par suite, tend à faire considérer le cône des conifères comme une fleur simple«. Diese klare und einfache Auffassung entspricht meiner Ansicht nach den natürlichen Verhältnissen, es wird weiter unten noch auf sie zurückzukommen sein.

Wie Lotsy betrachtet auch Stiles (3) das Epimatium als äußeres Integument, die Samenanlage wird aber nach ihm bei den höher entwickelten Formen (*Podocarpus*) gestielt. Der weibliche Conus ist von Sporophyllen »Megasporophyllen« gebildet, muß also danach eine Blüte sein. (In einer anderen Arbeit [Brooks und Stiles 1, S. 311, 312] wird dagegen von

»bracts« gesprochen.) Die primitive Podocarpoideen-Pflanze stellt sich der Autor folgendermaßen vor: Der Baum trug spiralig gestellte Blätter vom *Taxus-* oder *Saxegothaea*-Typus; die reproduktiven Sprosse trugen männliche und weibliche Zapfen mit spiralig gestellten Sporophyllen. Zwischen Laubblättern und Sporophyllen fand ein langsamer Übergang statt. Jedes Mikrosporophyll trug zwei Sporangien, jedes Makrosporophyll in der Achsel eine einzelne aufrechte, von einem Integument umgebene Samenanlage. Bei *Pherosphaera* ist dieser Typus noch einigermaßen erhalten, doch sind hier die Blätter reduziert und die Zahl der Sporophylle ist gering. Die phylogenetische Weiterentwicklung zeigt sich dann darin, daß am Grunde des Megasporophylls ein interkalares Wachstum stattfindet, durch das die Samenanlage von der Conus-Achse entfernt und mehr oder weniger umgekehrt wird. So ist es bei *Microcachrys* und *Saxegothaea.* Wahrscheinlich im Zusammenhang damit steht die Entwicklung eines unvollkommenen äußeren Integumentes oder Epimatiums, denn dieses kommt in keinem anderen Coniferenstamm zur Ausbildung. Danach kann also nach dem Autor das Epimatium nicht der Fruchtschuppe homolog sein, sondern ist eine eigene Bildung der Gruppe. (An anderer Stelle ist jedoch [Stiles 3, S. 499] wieder eine vorsichtige Andeutung einer möglichen Übereinstimmung des Epimatiums mit der Fruchtschuppe gegeben. »The position of the ovule on an outgrowth of the scale in *Podocarpus*, and especially the position of the ovule in *Dacrydium cupressinum* on the epimatium, which is here developed to a greater extent than the megasporophyll, are very suggestive of a possible origin of the ovuliferous scale in the *Abietineae.* If the epimatium of *Dacrydium cupressinum* is called an ovuliferous scale we practically have the state of affairs in the *Abietineae.* It is, of course, not by any means suggested that *Pinus* is descended from *Dacrydium*...«) Ob das Epimatium ein Auswuchs des Gewebes der Samenanlage oder des Sporophylles ist, kann gegenwärtig nicht entschieden werden. Nach den primitiveren Gattungen, *Microcachrys* und *Saxegothaea*, zu urteilen, ist anscheinend das erstere der Fall. Bei *Dacrydium* haben wir als Fortschritt starke Reduktion der Zahl der Sporophylle. Die Samenanlage steht anscheinend auf dem Epimatium, doch bleibt unentschieden, ob dies zurückzuführen ist auf einen Auswuchs der Schuppe unterhalb des Epimatiums oder auf interkalares Wachstum des basalen Teiles des Epimatiums. Bei *Podocarpus* (z. B. Brooks und Stiles 1, über *P. spinulosus* S. 311, 312) ist die anatrope Samenanlage gestielt. Der Nucellus ist von zwei Integumenten umgeben. Das innere ist bis ungefähr zur Hälfte seiner Länge mit dem Nucellus verwachsen. Das äußere Integument oder Epimatium ist vom inneren auf der vom Stiel abgewandten Seite nur in einem kleinen Teil an der Mikropyle frei, auf der anderen Seite ist es entweder nicht vorhanden oder vollkommen mit dem Stiel der Samenanlage verwachsen. Die Annahme eines »Stieles« der Samenanlage bei *Podocarpus*

erscheint mir überflüssig, der sogenannte Stiel, der mit dem Epimatium völlig vereint wäre, ist eben ein Teil des Epimatiums; so zeigt z. B. *Dacrydium Bidwillii* mit *Podocarpus* völlige Übereinstimmung bis auf den Punkt, daß das Epimatium frei ist; hier würde man doch nicht von einem Stiel der Samenanlage reden können. Nach Stiles ist § *Dacrycarpus* die fortgeschrittenste Gruppe von *Podocarpus*, da hier auch das Sporophyll mit in die Fusion einbegriffen ist.

Die Podocarpoideen sind durch Vermittlung von *Saxegothaea* mit den Araucarieen verwandt (vergl. auch oben Tison). *Saxegothaea* hat mit den Araucarien gemein den äußeren Eindruck des weiblichen Zapfens, die innere Struktur der Zapfenschuppen, den Bau des männlichen Gametophyten, die Holzstruktur. Ein Punkt der Übereinstimmung, die Inversion der Samenanlage, scheint durch Parallelentwicklung entstanden zu sein, die ursprüngliche Stellung der Samenanlage bei den Podocarpoideen ist aufrecht.

Wir kommen nun zur Betrachtung der Darstellung derjenigen Autoren, nach deren Auffassung der Zapfen ein Blütenstand ist. Auch hier gehen die Ansichten besonders über den phylogenetischen Zusammenhang der Podocarpoideen auseinander. So finden wir bei Gibbs (1, S. 525) z. B. bei der Darstellung vom weiblichen »Strobilus« die Bemerkungen: »The lamina of the fertile bract or »carpel« is fused with that of the ovuliferous scale or »epimatium«, and bears a solitary ovule, medianly placed, on its ventral surface near the apex«. Ich erwähnte schon bei der Betrachtung des Gefäßbündelverlaufes, daß dieser von Gibbs als Beweis für die Infloreszenznatur des Conus angesehen wird, was zurückzuweisen ist. Das Epimatium wird als ein Homologon der Fruchtschuppe der Pinaceen betrachtet, doch ist nirgends dargelegt, wie die Verf. sich dann (unter Zugrundelegung der Sproßnatur beider) die Morphologie des Epimatiums denkt. Ich erinnere dabei daran, daß von den Autoren, die die Sproßnatur der Fruchtschuppe der Abietineen betonen (besonders Čelakovský) sehr scharfsinnige Deutungen ihrer Entstehung und morphologischen Natur gegeben werden. Bei den Abietineen haben nach Gibbs die Samenanlagen die beste Stellung am Grunde der Fruchtschuppe, die am Zapfen gedrängten Sporophylle schützen sie. Bei den Podocarpoideen tritt allmählich die Samenanlage auf das sie schützende umgeschlagene Epimatium. Bei *Saxegothaea* ist die »ovuliferous scale« noch eine homogene Membran ohne Bündel mit Schutzfunktion nur im Pollinationsstadium. Die weitere Entwicklung des Epimatiums und das Hinübertreten der Samenanlage auf dasselbe sehen wir bei *Dacrydium*. Mit der progressiven Entwicklung des Epimatiums steht die Reduktion des Strobilus im Zusammenhang. Dies tritt dann besonders bei *Podocarpus* hervor, wo sich auch vornehmlich die von der Braktee (Carpid) unabhängige starke Entwicklung des Epimatiums zeigt. Abgesehen von der Auffassung des Zapfens als einer Infloreszenz ist das ein Gedankengang, der ganz meiner Anschauung entspricht.

Auch Sinnott (1) hält das Epimatium für ein Homologon der Fruchtschuppe und beide für einen Sproß. Doch auch bei ihm wird nirgends eine Ansicht darüber entwickelt, was das für ein Sproß sein soll. Andrerseits sagt er wieder (1, S. 42) für *Eupodocarpus*-Arten: The short cone axis in these species bears at its apex a single pair of opposite bracts, and in the axil of one or both is an inverted ovule. Also hier steht in der Achsel nur eine »umgekehrte Samenanlage«. Sinnott glaubt, daß die Homologie der Fruchtschuppe und des Epimatiums notwendig ist, da die Coniferen ein einheitlicher Stamm sind: (S. 69) A monophyletic conception of the order, however, seems much more in accord with what we know of the history of the Coniferales, and they have been considered by almost all investigators to be a natural group descended from a single source. Die nächsten Beziehungen scheinen ihm zu den Abietineen vorzuliegen. Seiner Ansicht nach legt die Ähnlichkeit von *Podocarpus* mit den Abietineen in der Gametophyten- und Embryoentwicklung, in dem Aufbau des männlichen und weiblichen Conus die Hypothese nahe, daß die Podocarpoideen von den Abietineen abgezweigt sind durch Vermittlung von Formen, die einigermaßen *Podocarpus* gleichen. Gewisse Punkte der Ähnlichkeit zwischen Podocarpoideen und Araucarioideen lassen vermuten, daß beide Familien sich von einer alten Gruppe herleiten, die »closely abietineous in affinity« war. Der Gedanke des Autors ist also der, daß die Podocarpoideen von Abietineen-ähnlichen Formen stammen, wobei das Epimatium gleich der Fruchtschuppe ist. Die Gattung *Podocarpus* ist die primitivste der Gruppe, dann tritt besonders in bezug auf das Epimatium Reduktion ein, es ist noch wenig entwickelt bei *Microcachrys* und fehlt dann ganz bei *Pherosphaera*. Die Reduktion ist auch vorhanden bei den Luftsäcken der Pollenkörner. Bei *Podocarpus* tragen diese zwei wohlentwickelte Luftsäcke, bei *Microcachrys* ist die Entwicklung eine unregelmäßige, bei *Saxegothaea* fehlen sie ganz.

Mit dieser Ableitung, die den umgekehrten Weg wie den der anderen Forscher einschlägt, ist der Gang der phylogenetischen Entwicklung kaum richtig gekennzeichnet. Ganz allgemein gesprochen tritt hier die auch sonst in vielen morphologischen Arbeiten vorhandene merkwürdige Neigung, einfache Strukturen ohne zureichenden Grund durchaus durch Reduktion zu erklären, auffallend hervor. So ist *Pherosphaera* die fortgeschrittenste Gattung, das Epimatium fehlt ganz. Wo liegt hier der geringste Grund vor, der zur Annahme zwingen könnte, daß die Vorfahren der Gattung jemals ein Epimatium besessen haben? Die Verwachsung des Epimatiums mit dem Integument bei *Podocarpus* ist doch sicher kein primitiver Zug. *Dacrydium Bidwillii* und Verwandte haben ganz die Organisationshöhe von *Podocarpus* bis auf die Tatsache, daß das Epimatium frei ist. Ist dieses Freiwerden ein Fortschritt als Übergang zum gewöhnlichen Typus von *Dacrydium*, wenn *Podocarpus* von Abietineen-Formen ausgehen soll,

bei denen doch niemals die Fruchtschuppe mit dem Integument verwächst? Dann ist auch zu erwägen, daß bei den Pinaceen stets zwei Samenanlagen zu einem Carpid (oder Braktee) gehören, bei den Podocarpoideen stets nur eine. Daß die Gattungen *Saxegothaea* und *Microcachrys* insofern primitiver sind, als sie Zapfen mit einer größeren Zahl von Carpiden entwickeln, ist Sinnott auch nicht entgangen, doch legt er darauf kein Gewicht.

Von besonderer Bedeutung ist nach Sinnott auch die Ähnlichkeit im Gefäßbündelverlauf im Epimatium und in der Fruchtschuppe. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß die beiden Bündel, die sich vom Carpidbündel abzweigen, der Versorgung der Samenanlage dienen. Steht die Samenanlage auf dem Epimatium oder der Fruchtschuppe, so müssen die Bündel durch diese hindurch, um zur Basis der Samenanlage zu kommen, und der Verlauf wird in ähnlicher Weise modifiziert werden.

Man wird Sinnott beipflichten müssen in der Anschauung, daß die Coniferen ein einheitliches Phylum darstellen, eine Anschauung, nach der die Trennung von Floralen und Infloreszentialen unberechtigt ist. Diese Einheitlichkeit der Auffassung ist ein besonderer Vorzug der Arbeit von Stephanie Herzfeld (1), in der in scharfsinniger Weise der Versuch einer Homologisierung der als Fruchtschuppe, Epimatium, Arillus bezeichneten Organe durchgeführt wird. Die Verf. geht in ihrer Betrachtung von den Pinaceen aus, bei denen sie die Fruchtschuppe, besonders nach ihren Studien an durchwachsenen *Larix*-Zapfen, in folgender Weise deutet. Deckschuppe und Fruchtschuppe zeigen einen kurzen, senkrecht zur Rhachis des Zapfens orientierten gemeinsamen Stiel. Dieser Stiel, Schuppenachse genannt, ist eine Achse, die mit dem Blattkissen des Tragblattes (Deckschuppe) in Rekauleszenz verwachsen ist. Er verläuft gekielt in die Fruchtschuppe. Die eigentliche Fruchtschuppe ist nun nichts anderes als eine einseitig entwickelte Wucherung der Schuppenachse, ist also nicht als aus Blattgebilden zusammengesetzt zu betrachten. Die Schuppenachse trägt rechts und links je eine Samenanlage. Deren Sporophylle sind ganz verschwunden, während sie an Verbildungen noch auftreten; es bleibt daher nur die Annahme, daß die Sporophylle zur Bildung der Samenanlagen ganz aufgebraucht sind. Die *Larix*-»Blüte« (ebenso dann alle Pinaceen-»Blüten«) besteht also »aus einem sehr reduzierten Sproß, dessen Vorblätter fertil sind und je ein Ovulum ausgebildet haben, einer Achsenwucherung hinter den Eichen (Fruchtschuppe) und einem Tragblatt (Deckschuppe), dessen Blattkissen mit der kurzen Schuppenachse verwachsen ist«. Während die Schuppenachse hier relativ klein bleibt, entwickelt sie sich nach der Bestäubung bei den *Cupressoideae* stark und hebt die Braktee noch über die Insertion der Fruchtschuppe empor, so daß sie meist nur noch als kleines Spitzchen nach außen steht.

Bei den *Podocarpoideae* liegen nach Herzfeld die Dinge ähnlich wie bei den Cupressoideen. Die Deutung des Epimatiums als äußeres Integu-

ment ist abzuweisen, es ist wie die Fruchtschuppe ein Achsenanhang. Bei *Saxegothaea* macht die Zapfenschuppe den Eindruck, als bestände sie zum größten Teil aus der verlängerten Schuppenachse, die die Braktee an der Spitze trägt, womit sie sich als ein Homologon der Fruchtschuppe von kupressoidem Bau erweist. (Demgegenüber ist auf die Beobachtung Tisons hinzuweisen, daß sich das Epimatium als besondere Gewebelamelle noch bis zum Grunde des Carpids erkennen läßt.) Noch deutlicher ist bei *Microcachrys* die eigentliche Braktee nur die Spitze der Zapfenschuppe, die Braktee ist durch die verlängerte Achse emporgehoben. Das einseitige Epimatium ist nun leicht mit der Fruchtschuppe zu homologisieren. Auch bei *Dacrydium* ist die Schuppenachse mit dem Deckblatt verwachsen. Die Samenanlage sitzt nur scheinbar auf dem Epimatium, wir haben es mit einer Achsenwucherung zu tun, die sie ein Stück mitnimmt. Also auch *Dacrydium* ist von cupressoidem Typus. Dagegen nähert sich *Podocarpus* dem abietoiden Typus: Die Braktee wird nicht durch nachträgliches Wachstum der Sproßachse emporgehoben, sondern sie bleibt am Zapfensproß, in ihrer Achsel steht die Schuppenachse mit der umgeschlagenen Fruchtschuppe. Nur dieses Einschlagen unterscheidet hier das Epimatium von der Fruchtschuppe der Pinaceen. Dieser Unterschied, den Herzfeld zwischen *Dacrydium* und *Podocarpus* macht, ist nicht stichhaltig, auch bei *Dacrydium*-Arten kann die Braktee reduziert sein, ohne »emporgehoben« zu werden, und am Grunde das Epimatium tragen. Die »podocarpoide« Schuppe ist also nach Herzfeld »zygomorph; sie umhüllt das Ovulum und wendet dieses um, indem sie einseitig bevorzugtes Wachstum zeigt; diese Zygomorphie ist im Zusammenhang mit der lateralen Blütenstellung«.

Wenn wir der Verf. in ihrem Gedankengang folgen, so fragt es sich, wie wir *Pherosphaera* deuten sollen. Die Achse und der Anhang müßten ganz reduziert sein, dann wäre die Gattung ein sehr fortgeschrittener Typus. Der »Sproß« bestände nur aus dem Ovulum. Ich nehme dem gegenüber an, daß *Pherosphaera* eine weibliche Blüte mit einer geringen Anzahl von Carpiden hat, die je ein Ovulum tragen. Ferner macht das zarte Epimatium bei *Microcachrys* und *Saxegothaea* durchaus nicht den Eindruck einer Verlängerung einer Schuppenachse, sondern ist eine sich selbständig abhebende Bildung, auch ist das Carpid ganz einheitlich.

Von Bedeutung für die Auffassung der Blüte ist auch die Gattung *Acmopyle*. Die Stellung der Gattung habe ich in der Monographie unbestimmt gelassen, da kein jüngeres Blütenmaterial vorlag. Nun ist mir seitdem mehrfach neues Material zugegangen, aber auch dieses läßt das Vorkommen von weiblichen Blüten jungen und jüngsten Stadiums vermissen. Trotzdem kann mit Sicherheit gesagt werden, daß bei *Acmopyle* ein Epimatium fehlt, wenn die Gattung sonst auch Ähnlichkeit mit *Podocarpus* besitzt, indem ein »Rezeptakulum« wie bei *Eupodocarpus* ausgebildet wird (vergl.

darüber die Beschreibung). Die (ältere, mir nur bekannte) Samenanlage sitzt dem kleinen, flachen, dicken Carpid auf dessen Oberseite breit an, die Abbruchstelle ist verhältnismäßig groß und rundlich. Der Längsdurchmesser der vorhandenen Samenanlage betrug auch schon fast 1 cm, doch war die innere Schicht der Samenschale noch nicht stark verholzt. Sie ist in diesem Stadium ca. 1 mm dick, von gelblicher Farbe und besteht aus relativ dünnwandigen, lückenlos aneinanderschließenden, rundlich-polygonalen Zellen, deren Wände sehr zahlreiche feine Tüpfel aufweisen, so daß sie in der Aufsicht siebartig durchbohrt erscheinen. Die äußere Schicht der Samenschale besteht aus größeren dünnwandigen Zellen, die vielfach mit braunen Inhaltsstoffen erfüllt sind; die Epidermis ist von sehr kleinen Zellen mit außerordentlich dicken Außenwänden gebildet. Die äußere Schicht fällt an dem getrockneten Samen faltig zusammen, so daß dieser dann wie gefeldert erscheint. Auch schon bei den älteren Samenanlagen ist die Mikropyle durch sekundäres Wachstum der Wandschichten verschlossen, aber noch gut kenntlich, besonders ist auch die etwas vorgezogene, leicht zweilappige Mündung deutlich.

Beim Samen wird die innere Schicht der Schale sehr hart, die Zellen werden zu Steinzellen mit sehr stark verdickten Wänden, die von vielen feinen einfachen Poren durchbohrt sind.

Somit ist ersichtlich, daß *Acmopyle* in bezug auf das vollständige Fehlen des Epimatiums einen sehr primitiven Typus der *Podocarpoideae* darstellt und mit *Pherosphaera* in eine Reihe zu stellen ist; andererseits aber ist die Gattung in bezug auf andere Merkmale fortgeschritten: die Zahl der Samenanlagen ist auf 1—2 reduziert, die Carpiden sind sehr klein, die Blattfüße sind zu einem Rezeptakulum verbunden. Mit diesen Merkmalen steht *Acmopyle* auf der Organisationshöhe von *Podocarpus* § *Eupodocarpus*. Ferner gibt *Acmopyle* einen sicheren Hinweis auf die Blütennatur des Zapfens der *Podocarpoideae*; der Zapfen ist eine Blüte mit einigen sterilen Schuppen und 1—2 Carpiden, die je eine Samenanlage auf ihrer Oberfläche tragen, die aufrecht ist und ihre Mikropyle am oberen Pol oder dicht darunter aufweist. Es liegt kein Grund dafür vor, eine Reduktion des Epimatiums anzunehmen; das Epimatium kann bei den *Podocarpoideae* fehlen oder ist mehr oder weniger stark entwickelt als Exkreszenz des Carpides; der morphologische Wert eines Sprosses kann ihm nicht beigelegt werden.

Liegen nun bei den Podocarpoideen zweifellos einfache weibliche Blüten vor, so wird dasselbe dann auch für alle Coniferen seine Geltung haben, da eine einheitliche Entstehung und Ausgestaltung des Coniferenstammes meiner Ansicht nach eine unabweisbare phylogenetische Forderung ist. Der weibliche Zapfen der Coniferen ist eine Blüte. Die einzige wirklich beträchtliche Schwierigkeit, die sich dieser auch von Eichler, Schumann usw. vertretenen Anschauung entgegenstellt, liegt in den Abnormitäten, die be-

sonders bei den Zapfen von *Picea* und *Larix* beobachtet wurden und in scharfsinniger Weise in den Arbeiten von Stenzel, Willkomm, Čelakovský u. a. als Anamorphosen gedeutet wurden, als rückschreitende Metamorphosen, die uns frühere Zustände in der Stammesgeschichte heutigen Tages noch vor Augen führen sollen. Besonderer Wert wurde darauf gelegt, daß die Übergänge von der Fruchtschuppe zu den Knospen in den durchwachsenen Zapfen lückenlos sind, daß also alle Übergänge von der normalen Fruchtschuppe bis zu einem kleinen Laubtrieb vorkommen. Aber auch hier ist der Zweifel daran noch erlaubt, daß diesen Abnormitäten eine so hohe Bedeutung beizulegen ist. Ich verweise auf die interessante Studie von R. G. Leavitt: A vegetable mutant and the principle of homoeosis in plants (Bot. Gaz. XLVII. [1909] 30—68), in der der Autor nachweist, daß die homoeotischen Merkmale die Grenzen der Homologie überschreiten können.

4. Phyllocladus.

Die Gattung bildet nach meiner Ansicht eine besondere Gruppe, die als Unterfamilie der *Phyllocladoideae* in meiner Monographie figuriert. Sie nähert sich ohne Zweifel den Podocarpoideen, ist aber von ihnen durch die Ausbildung eines rings die Samenanlage umgebenden, erst nachträglich entstehenden Arillus unterschieden, ferner durch die Ausbildung der Phyllocladien. Wie bei den primitiveren Podocarpoideen ist die Samenanlage aufrecht, das Epimatium fehlt gänzlich, der Nucellus ist vom Integument frei. Die Gattung ist also ein in bezug auf die oben angegebenen Merkmale sehr selbständig entwickelter Zweig des primitiven Podocarpeen-Typus.

In bezug auf die Deutung des Arillus herrschen freilich verschiedene Meinungen. Herzfeld (1, S. 344) z. B. betrachtet ihn als eine Fruchtschuppe von taxoidem Typus. Hier wie bei den anderen Autoren, die ähnliche Erklärungen bevorzugen, wird unbegreiflicherweise die Tatsache seiner späten und schnellen Entwicklung vernachlässigt. (Robertson 4, S. 261 für *Ph. alpinus*: Nach der Pollination ist der Arillus nur ein kleiner Ring am Grunde der Samenanlage.) Auch der Gefäßbündelverlauf spricht nicht für seine Deutung als Fruchtschuppe. Nach Sinnott (1, S. 52) besitzt er keine Gefäßbündel. Von dem Bündelzylinder der Zapfenachse geht ein einzelnes Bündel nach jedem Carpid aus; dieses zweigt zwei Bündel ab, die sich umgekehrt orientieren und direkt zur Basis der Samenanlage gehen. Auch für Sinnott ist der Arillus dem Epimatium homolog. Stiles hält ihn für ein zweites Integument (3, S. 494); *Phyllocladus* ist von einem primitiven Podocarpeen-Typus ausgegangen; neben der eigentümlichen Entwicklung der Phyllocladien ist bemerkenswert, daß die Samenanlage von einem äußeren, das innere vollständig umgebenden Integument bekleidet wurde. Von Robertson (4), Young (2) und von Kildahl (2) werden die

Verwandtschaftsverhältnisse von *Phyllocladus* mit den Podocarpoideen und den Taxoideen untersucht, wobei sich für Kildahl sowie für Young das Resultat ergibt, daß die Gattung zur ersteren Gruppe gerechnet werden muß, in der sie ein relativ primitives Glied darstellt, während Robertson eine intermediäre Position mit stärkerer Hinneigung zu den Podocarpoideen annimmt. Einige Punkte der Übereinstimmung mit den Taxoideen sind nach Robertson die aufrechte Samenanlage, der symmetrische Arillus, das Vorkommen von centripetalem Holz in den Phyllocladien. Auch Kildahl bemerkt (2, S. 465): The ovule is erect; in the Podocarpineae it is more or less inverted, except in *Dacrydium latifolium*. Dieser Satz zeigt geringe Kritik. *D. latifolium* soll eine einzelne Ausnahme sein; diese Art gibt es gar nicht. Die Bemerkung ist auf die Arbeit von Robertson zurückzuführen, die hier benutzt wurde. Es heißt da (4, S. 263): The ovule of the Podocarps is characteristically inverted, but in certain instances it is erect or nearly so e. g. *Dacrydium latifolium*. Auch für Young (2) ist die Tatsache, daß die Samenanlage frei, aufrecht, axillär ist, »perhaps the strougest argument for taxad affinity, as the erect, free, axillary ovule is characteristic of the whole group«. Die »axilläre« Samenanlage der Taxoideen ist wohl schwer nachzuweisen. Mit den Podocarpoideen ist natürlich die Übereinstimmung viel größer: das Carpid trägt nur eine Samenanlage, das Staubblatt hat nur zwei Pollensäcke, die mit zwei Luftsäcken versehen sind, die Megaspore hat eine kräftig entwickelte Membran. (Bei den Taxoideen ist die Megasporenmembran unentwickelt.)

Nach Robertson ist die Symmetrie des Arillus korrelativ verbunden mit der aufrechten Stellung der Samenanlage, die asymmetrische Ausbildung des Epimatiums bei *Podocarpus* mit ihrer Inversion. Dies kann nicht zugegeben werden. Bei *Saxegothaea* und *Microcachrys* mit ihrem einseitigen Epimatium ist die Samenanlage ursprünglich noch aufrecht und wird erst durch das Wachstum des Carpides umgekehrt.

Die Entwicklung des männlichen Gametophyten zeigt große Ähnlichkeit mit der der Podocarpoideen. Der Pollenkern hat zwei unregelmäßige und reduzierte Luftsäcke. Nach Kildahl (1) werden zwei Prothalliumzellen entwickelt, deren zarte Wände bald verschwinden. Der erste Prothalliumkern wird bald aufgelöst, der zweite persistiert. Ähnlich wie es Jeffrey und Chrysler für *Podocarpus* beschreiben, wird auch (nach Young 2) anscheinend eine kleine Zelle von der Körperzelle abgeschnitten, diese ist aber ohne Kern. Die Erklärung für diese Bildung ist die folgende: Die generative Zelle teilt sich antiklin in Körper- und Stielzelle, letztere umgibt gerundet teilweise die Körperzelle. Auf schiefen Schnitten kann es daher scheinen, als ob die Körperzelle seitlich noch eine kleine Zelle abtrennte. Dies Gebilde ist also nur ein Teil der Stielzelle. Jeffrey und Chrysler berichten allerdings von zwei Zellen und von Kernen, doch bleibt das noch nachzuprüfen.

Die durch Teilung der Körperzelle entstehenden beiden männlichen Zellen sind ungleich groß, die größere funktioniert bei der Befruchtung. Bei Young (2) finden sich auch Bemerkungen über den weiblichen Gametophyten und Embryo. Das den jungen Embryosack bei den Podocarpoideen umgebende Gewebe des »spongy layer« ist auch bei *Phyllocladus* vorhanden. Die Megasporenmembran erscheint bald und ist stark entwickelt. Gewöhnlich sind zwei Archegonien mit vier Halszellen vorhanden. Ein Bauchkanalkern wird abgetrennt. Der ganze Inhalt des Pollenschlauches tritt in das Ei ein.

5. Taxoideae (Taxus, Torreya).

a) Gefäßbündelverlauf in der Samenanlage bei Torreya.

Über den eigentümlichen Verlauf der Gefäßbündel bei *Torreya* berichtet Oliver (1), wie noch in der Monographie S. 26 erwähnt. In dem Beibehalten primitiver Merkmale übertrifft die Gattung nach dem Autor sowohl *Cephalotaxus* als *Taxus*. Sie ist, wie die anderen Coniferen, siphonogam geworden, hat aber Reste des Bauplanes der Samenanlagen älterer Gymnospermen (*Cycas*, fossile Samen) bewahrt, die im allgemeinen obsolet wurden, als Siphonogamie hervortrat. Das Bündelsystem wird erst im reifenden Samen voll entwickelt, während der untere Teil sich stark vergrößert und streckt; vorher sind noch keine eigentlichen Tracheiden ausgebildet. Die Stränge, die um die Basis des freien Teiles des Nucellus herumlaufen, entsprechen der Tracheidenplatte am Grunde des Nucellus primitiver Samenanlagen, der ganze untere sich rasch entwickelnde Teil der Samenanlagen ist im Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung eingeschoben worden. Die kleinen Spitzchen, mit denen die beiden Bündel sich noch über ihre scharfe Einbiegung hinaus fortsetzen, entsprechen den Integumentbündeln alter Samen.

b) Gametophyt, Entwicklung des Embryos und des Samens.

Coulter und Land (1) berichten die interessante Tatsache, daß bei *Torreya taxifolia* zuerst 7 Pollensäcke am Staubblatt angelegt werden, die um die zentrale Achse herum wie bei *Taxus* orientiert sind. Die drei inneren sind aber nur im Stadium der primären sporogenen Zelle vorhanden, die sich nicht weiter teilt. Das Gewebe desorganisiert hier und wird durch eine Harzlücke ersetzt. Die vier äußeren Anlagen entwickeln sich zu normalen Pollensäcken. Gelegentlich können sich aber auch die sonst abortierenden Pollensäcke weiter entwickeln; so fand Miss Robertson bei *T. californica* manchmal deren 6—7.

Sterile Prothalliumzellen werden ebenso wie bei *Taxus* zum Unterschied von den Podocarpoideen nicht gebildet; im Pollenschlauch haben wir den Schlauchkern, den Stielkern und die Körperzelle, die sich dann in zwei ungleiche männliche Zellen teilt.

Die Entwicklung vom Erscheinen der weiblichen Blüte bis zum Abfall des Samens erstreckt sich bei *Torreya* über zwei Jahre (Oliver 1, Coulter und Land 1, Robertson 2). Nach Oliver kann man in den Winterknospen schon Nucellus und Integument unterscheiden. Im Mai entwickelt sich letzteres beträchtlich über das erstere heraus. Ende des Monats kommen beide aus den umgebenden Schuppen heraus. Anfang Juli erfolgt die Bestäubung. Nun wächst der Arillus rasch heran und erreicht die Mikropyle Ende Juli. Die Pollenschläuche erreichen den Embryosack Anfang September. Ähnlich berichtet Robertson, daß bei *T. californica* die Keimung der Makrospore Ende Juni stattfindet, während sich im Juli das Prothallium entwickelt, Anfang August die Archegonien erscheinen und die Befruchtung im September stattfindet, drei Monate nach der Bestäubung. Vor der Winterruhe wird der Proembryo gebildet. Im nächsten Frühjahr schreitet die Entwicklung des Samens fort. Am auffallendsten ist im Juli die starke Ausbildung und Streckung der Samenbasis. Es erfolgt dann die Differenzierung der harten Schicht der Schale. Im Herbst fällt der Same ab. Bei *Taxus* ist die Entwicklung bekanntlich in einer Vegetationsperiode vollendet.

Nach Coulter und Land beginnt im Embryosack bei *Torreya taxifolia* die Wandbildung, wenn 256 freie Kerne erreicht sind. Meist ist nur ein Archegonium mit zwei Halszellen vorhanden. Weder eine Bauchkanalzelle noch ein Kern konnte beobachtet werden. Zur Zeit der Befruchtung mißt das Endosperm nur 20—30 μ, während es im reifen Samen 20 mm zu 14 mm groß ist. Der Bericht von Robertson über *T. californica* weicht in einigen Punkten ab. Es wurden 3—4 Archegonien beobachtet, deren Hals meist aus einer Etage von 4—6 Zellen besteht. Eine Bauchkanalzelle wird zwar nicht gebildet, doch findet eine Teilung statt, nach der der Kern bald zugrunde geht. Weiter geben Coulter und Land an, daß das Cytoplasma der männlichen Zelle deren Kern noch bei der Befruchtung umgibt und auch den Fusionskern ganz umhüllt. Schon wenn vier freie Kerne durch dessen Teilung gebildet sind, tritt Wandbildung ein. Beim Stadium von 12—18 Zellen füllt der Proembryo ganz das Ei aus. In diesem sind deutlich drei Lagen zu unterscheiden, deren unterste nur aus einer Zelle besteht. In der nächsten Vegetationsperiode verlängern sich zuerst die Zellen der oberen Lage (primäre Suspensorzellen), dann die der zweiten Lage (sekundäre Suspensorzellen). Die Terminalzelle teilt sich rasch und bildet eine zylindrische Zellmasse. Auch von dieser verlängern sich noch obere Zellen und unterstützen das Vordringen des Embryos. Das Endosperm des Samens wird allgemein als ruminat bezeichnet, doch ist dies mißverständlich, denn das Endosperm ist das angreifende Gewebe, das in das Perisperm eindringt. Dieses ist widerstandsfähiger als sonst bei den Coniferen; es wird allmählich von dem eindringenden Endosperm erodiert.

Die Keimung von *Torreya* ist (Hickel 1, S. 140) hypogäisch; die Keimblätter bleiben ganz im Samen eingeschlossen; die weiße und spitze Knospe kommt aus der Erde wie ein kleiner Spargel; sie trägt zuerst kleine Schuppen, deren erste gegenständig sind, dann kleine Blätter.

c) **Bedeutung der weiblichen Struktur bei Torreya und Taxus.**

Herzfeld (1, S. 348) hält wie bei *Phyllocladus* den Arillus für eine Fruchtschuppe: »Die taxoide Schuppe ist actinomorph; sie umgibt das aufrechte Ovulum als regelmäßige becherförmige Hülle und ist sowohl den Taxoideen als *Phyllocladus* eigen, welch letztere in systematischer Hinsicht eine Zwischenstellung zwischen Taxoideen und Podocarpoideen einnimmt. Die Actinomorphie ist mit der Stellung der Blüte im Zusammenhang; diese sitzt (wenn auch nur scheinbar) am Ende einer Achse; auch bei *Phyllocladus,* dessen Einzelblüten radienartig von einem Zentrum auszustrahlen scheinen, kann man von Endständigkeit sprechen. Die taxoide Schuppe wird bei der Reife fleischig.« Meiner Ansicht nach ist hier ebenso wie bei *Phyllocladus* ein spät sich entwickelnder echter Arillus vorhanden. K. v. Spiess (1, S. 7) erklärt das weibliche Sprößchen von *Taxus* folgendermaßen: »In Weiterverfolgung des einmal eingeschlagenen Erklärungsversuches (vergl. hierfür bei *Cephalotaxus*, Ref.) muß man die *Taxus*-Blüte als eine Infloreszenz erklären (das soll heißen, das Sekundansprößchen ist eine Infloreszenz, Ref.), bei der es zur weitest gehenden Differenzierung gekommen ist. Das Deckblatt des einzigen subterminal gestellten Ovulums ist verloren gegangen, die übrigen, in deren Achsel keine Ovula angelegt werden, ersetzen das abortierte in seiner Funktion und legen sich dicht an das Ovulum an, so daß nur der oberste, zugespitzte Teil mit der Micropyle sichtbar ist, und das Ovulum einen Schutz genießt, wie das keiner anderen Form bei den Taxaceen. Diese als Deckblätter zu erklärenden Gebilde unterscheiden sich wesentlich von den Niederschuppen des primären Achselsprosses.« Also das Sekundärsprößchen ist ein Blütenstand, die unteren Brakteen sind steril, die fertile oberste ist abortiert und so ist die »Blüte« ein subterminales Ovulum. Nach v. Spiess hat *Taxus* nichts mit *Cephalotaxus* zu tun, wie es Čelakovský, Schumann und andere annahmen. Hierüber kann das in meiner Monographie Gesagte verglichen werden. Schumann hat ohne Zweifel in bezug auf die Verwandtschaft mit *Cephalotaxus* das paarweise Auftreten der Samenanlage bei *Torreya* und auch (der Anlage nach) bei *Taxus* überschätzt. Das zeigen meine Untersuchungen des weiblichen Sprößchens bei *Taxus* (Pilger 1), an dem öfters zwei, auch drei Samenanlagen ausgebildet werden, während im gewöhnlichen Falle nur eine entwickelt wird. Es ergibt sich folgendes Resultat: Die weiblichen Blüten von *Taxus* stehen an axillären Sprößchen, die mit kleinen, dicken, übereinanderfallenden, spiralig gestellten Schuppen bedeckt sind. Entweder wird nur ein Schuppenblatt fertil und die Fort-

setzung der Achse über dieses hinaus ist mehr oder weniger entwickelt, oder mehrere dieser Schuppen, und zwar aufeinanderfolgende, werden fertil und dienen als Deckblätter für weibliche Blüten, die von drei gekreuzten Schuppenpaaren umgeben sind. Dann wird entweder nur eine Blüte voll entwickelt, diese stellt sich in die Richtung der Hauptachse und drängt die in der Achsel der darunter stehenden Schuppe entwickelte Blüte zur Seite, oder aber zwei Blüten werden voll ausgebildet und eventuell eine Knospe in der Achsel einer dritten Schuppe, oder endlich drei Blüten gelangen zur Entwicklung. Ferner kann das weibliche Sprößchen auch aus den unteren Schuppen sich verzweigen, so daß 2—3 gleichwertige, mit Schuppen bedeckte Achsen entstehen, die einem gewöhnlichen weiblichen Sprößchen gleich gebaut sind. Es liegen also gar keine Blütenpärchen vor, die Achse ist mit spiraligen Schuppen bedeckt, von denen 1—3 fertil werden können. Nächstverwandt ist *Torreya*; die weiblichen Blüten müssen ebenso wie die von *Taxus* erklärt werden; da hier die beiden ersten transversalen Schuppen fertil sind, resultiert ein »Blütenpärchen«. Hiernach sind *Torreya* und *Taxus* natürlich zu den »Inflorescentialen« zu stellen, doch ist dies etwas ganz anderes wie etwa bei *Abies*; das weibliche Sprößchen ist kein Homologon zum Zapfen der Pinaceen, wenn man diesen als einen Blütenstand betrachten will. Beträchtliche Schwierigkeiten für die Erklärung bietet die terminale Stellung der Samenanlage. Man könnte der Vorstellung zuneigen, daß das Deckblatt der sekundären Blütensprößchen einem Carpid homolog ist; die Schuppenpaare (zwei bei *Torreya*, drei bei *Taxus*) wären dann als Neubildungen anzusehen zum Schutze der Samenanlage, was der Anschauung von Schumann entspricht. *Torreya* und *Taxus* wären dann von Formen ausgegangen, deren Carpid nur eine Samenanlage trug wie bei den Podocarpoideen. Dann wäre die Infloreszenznatur des weiblichen Sprößchens etwas Gewordenes, der Blütenstand aus einer Blüte entwickelt. Viel spricht nicht für diese Erklärung. Wahrscheinlicher ist, daß die sekundären Sprößchen Blüten sind, deren untere Schuppen wie bei *Podocarpus* steril sind. Die terminale Stellung der Samenanlage kann dann so erklärt werden, daß das Carpid gänzlich abortiert ist oder aber bei der Bildung der Samenanlage gänzlich verbraucht wird. Oder endlich kann die Samenanlage zu einer der Schuppen gehören, aber eine veränderte terminale Stellung angenommen haben. Der Vergleich mit *Juniperus communis* liegt nahe. Dort freilich ist die Erklärung am meisten begründet, daß die drei endständigen Samenanlagen zu den unter ihnen stehenden Schuppen (Carpiden) gehören. Diese hatten ursprünglich zwei Samenanlagen, von denen sich regelmäßig nur eine entwickelte. Dieser Zustand wurde dauernd vererbt, so daß nunmehr die Samenanlagen anscheinend endständig und achsenbürtig mit den Schuppen abwechseln. Bei *Taxus* sind keine verwandten Formen bekannt, durch deren Vergleich ein Hinweis gegeben wäre, auch werden niemals Samenanlagen an den

Schuppen des sekundären Sprößchens erzeugt. Somit bleibt die Frage offen, wir müssen uns mit der Tatsache begnügen, daß die Samenanlage heutigen Tages echt terminal ist. Will man die *Taxus*-Blüte mit der der Podocarpoideen vergleichen, so wären etwa gegenüber *Phyllocladus* folgende Unterschiede gegeben: Bei *Phyllocladus* stehen einige Blüten am Grunde eines später austreibenden jungen Sprosses, bei *Taxus* bleibt der Infloreszenzsproß immer sehr klein und ist über die Blüten hinaus nur ganz wenig fortgesetzt. Bei *Phyllocladus* sind einige fertile Carpiden vorhanden, bei *Taxus* sind alle Schuppen steril, nur eine endständige Samenanlage wird entwickelt. Bei beiden Gattungen ist die Samenanlage von einem Arillus umgeben, ein Epimatium fehlt. *Torreya* und *Taxus* sind in bezug auf die weibliche Blüte sehr differenziert und fortgeschritten, um so auffallender erscheint das Festhalten ancestraler Merkmale bei *Torreya*, wie es Oliver beschreibt.

6. Cephalotaxus.

a) Männliche Blüte, männlicher Gametophyt.

Nach Lawson (1) hat das Pollenkorn Stärkekörner, bis Ende März die erste Teilung kurz vor dem Ausstäuben stattfindet. Prothalliumzellen werden im Gegensatz zu den Podocarpoideen nicht gebildet. Die Pollenkörner kommen auf die Spitze des Nucellus am Grunde der Mikropyle und bleiben dort; sie vergrößern sich zwar, doch findet keine weitere Entwicklung bis zum nächsten Frühling statt. Im Mai wächst dann erst der Pollenschlauch heran, der nahe der Spitze Körperzelle, Stielkern und Schlauchkern enthält. Durch die Teilung des Kernes der Körperzelle werden zwei gleiche männliche Kerne gebildet, die in der alten Membran liegen. Beide gehen in dasselbe Archegonium. Zwischen Bestäubung und Befruchtung liegen bei *Cephalotaxus* 14 Monate.

b) Weiblicher Gametophyt, Entwicklung des Embryo, Keimung.

Lawson konnte in jungen Stadien keine Megasporenmembran auffinden, in späteren Stadien ist eine sehr dünne vorhanden. Auch Thomson gab für *Cephalotaxus* das Fehlen der Membran an, während sie bei *Taxus* nur sehr schwach entwickelt ist. Aus diesem Grunde betrachtete der Autor die Taxaceen als eine jüngere Gruppe der Coniferen. Die ersten Zeichen der Archegonien-Initialen ließen sich nach Lawson Anfang April entdecken, ein Jahr nach dem Erscheinen der Megasporangien. Meist sind zwei Halszellen im Archegonium vorhanden, die Zahl wechselt aber; so gibt Coker (1) 3—5 Halszellen an, die in gleicher Höhe liegen. Ein Bauchkanalkern ist vorhanden, verschwindet aber gewöhnlich vor der Befruchtung. Das Prothallium wächst seitlich über die Archegonien hinaus, so daß über jedem Archegonium eine Art Archegoniumkammer entsteht.

Die beiden männlichen Kerne dringen in das Archegonium ein, häufig

vom Stiel- und Schlauchkern begleitet. Die Befruchtung und die erste Teilung findet in der Mitte des Archegoniums statt. Später wird dann der basale Teil des Archegoniums von den freien Kernen eingenommen. Beim Stadium von 16 Kernen beginnt die Wandbildung. Die Etagenbildung ist nicht sehr ausgeprägt. Schließlich können vier Etagen unterschieden werden; die unterste, mit großer Endzelle, dient dem Vordringen des Embryos und desorganisiert bald, die folgende ist der eigentliche Embryo, dann folgen die Suspensorzellen und schließlich die Rosette. Im eigentlichen Embryo finden schnell Teilungen statt; es können 16—32 Zellen gebildet werden, ehe sich die Suspensorzellen merklich verlängern. Dann erfolgt rasche Verlängerung der Suspensorzellen, die den Embryo ins Nährgewebe vordringen läßt; schließlich desorganisieren diese, an ihrer Stelle verlängern sich die Zellen der oberen Lagen des Embryos und bilden sekundäre Suspensoren aus, die den Embryo immer weiter vorrücken lassen.

Nach Hickel (1, S. 139) ist bei der Keimpflanze von *Cephalotaxus* das Hypokotyl dick, am Grunde von 3—5 mm Durchmesser. Die Keimblätter sind 50—55 mm lang, 2 cm breit; sie bleiben mit ihrer oberen Hälfte lange im Samen haften, Seitenwurzeln und ein Trieb mit primären Blättern sind schon entwickelt, wenn die Keimblätter noch oben im Samen eingeschlossen sind; sie vertrocknen relativ schnell. Nur selten werden die Keimblätter ausgebreitet. Die ersten Blätter sind gegenständig, nur 3—4 mm lang, erst allmählich werden die Folgeblätter länger. Sie sind nach allen Seiten gerichtet, wie das dauernd bei der var. *fastigiata* der Fall ist. Es dauert mindestens 2—3 Jahre, ehe die ersten Zweige mit gescheitelten Blättern erscheinen.

c) Morphologie und Deutung der weiblichen Blüte.

K. v. Spiess (1, S. 1—2) betrachtet das weibliche Zäpfchen als Blütenstand mit dekussierten Deckblättern, in deren Achsel ein Sproß mit zwei Samenanlagen steht. Wichtig ist für ihn der Höcker, der zwischen den beiden Samenanlagen sich befindet, ihm mißt der Autor eine morphologische Bedeutung bei. Als Stütze der Erklärung wird eine Anamorphose beschrieben, deren Darstellung nicht ganz klar erscheint, weshalb ich den Wortlaut der betr. Stelle hier folgen lasse: »Es fand sich denn auch wirklich in einem ziemlich frühen Entwicklungsstadium eine Bildung, die mit *Ginkgo* weitgehende Übereinstimmung zeigte, nämlich dekussierte Carpiden. Es zeigten aber nicht alle Carpiden gleiche Ausbildung. Die zwei seitlichen, transversalen Carpiden waren rückgebildet, das dritte, vom Deckblatt abgekehrte aber mächtig entwickelt und subterminal gestellt, das vierte vordere verkümmert und zurückgedrängt, ähnlich dem sonst rückgebildeten dritten Carpid. Der Höcker hat sich demnach als reduciertes Carpid ergeben, zu dem auch alle nur möglichen Übergänge verfolgt wurden, so daß in einem Falle Carpid, im anderen Höcker nicht

völlig unverbundene Dinge sind. In vielen Fällen war an weiter vorgeschrittenen Exemplaren der Höcker in Form und Größe den Ovulis völlig gleich, aber ohne Differenzierung im Integument und Nucellus und daher auch ohne den charakteristischen Eingang zur Pollenkammer.

Es hat sich also in unzweifelhafter Weise ergeben: Die weibliche Blüte von *Cephalotaxus* weist noch, aber nicht mehr so deutlich wie *Ginkgo*, auf ein dekussiertes Carpidenpaar mit regelmäßiger Ausbildung der beiden transversalen Carpiden hin. Der dritte Höcker ist das rückwärtige Carpid des decussierten Paares, oder bei mangelnder Differenzierung besser ausgedrückt, das in ein Carpid, oder aber bei deutlich hervorstehendem Doppelhöcker das in zwei Carpiden aufgehende Achsenende.«

Wird somit von dem Autor eine gewisse Übereinstimmung mit *Ginkgo* angenommen, so soll doch keine nähere Verwandtschaft vorliegen. Schon wegen der Spermatozoiden bildet *Ginkgo* eine eigene Familie. *Cephalotaxus* ist unter den heutigen Taxaceen der einzige Vertreter der »dimeren« Reihe, d. h. der Reihe, bei der im Deckblatt ein Achselprodukt mit zwei Carpiden ausgebildet wird. Der Blütenstand hat also Deckblätter mit Achselsprossen mit zwei Samenanlagen, die beiden dazu senkrecht stehenden sind abortiert. *Cephalotaxus* ist also jetzt normal dimer. Die Carpiden selbst sind abortiert, der Sproß trägt nur die Samenanlagen. Ähnlich ist auch *Ginkgo* dimer. Sonst haben wir bei den Taxaceen die »monomere« Reihe, d. h. das Achselprodukt bildet nur ein Carpid aus. Beide Reihen hängen in Urformen mit dekussierten Sprößchen zusammen, wie ja auch bei *Ginkgo* Vermehrung der Carpiden und Dekussation vorkommt. Die monomere Reihe geht von *Microcachrys* zu *Taxus* (vergl. dort). In dieser Reihe ist ein *Cephalotaxus*-ähnlicher Vertreter *Microcachrys*. So heißt es S. 5: »An einer Achse stehen alternierende, vierzählige Quirle von schuppenförmigen Deckblättern; in der Achsel eines jeden wird der aus einem einzigen Ovulum bestehende Sproß angelegt, der dann in der bekannten Weise durch einseitiges Wachstum der Deckschuppe emporgehoben wird.« Es liegt hier bei dieser Deduktion ein typischer Fall dafür vor, wie eine einfache Struktur wie die Blüte von *Microcachrys* mit ihren einzigen Carpiden als ein ganz reduziertes und kompliziertes Gebilde gedeutet wird, damit gänzlich fiktive »Entwicklungsreihen« zusammengestellt werden können. Darauf ist schon bei der Betrachtung der Podocarpoideen eingegangen worden. Da nun nach K. v. Spiess *Cephalotaxus* der dimeren, *Torreya* und *Taxus* der monomeren Reihe angehören, so besteht zwischen ihnen keine nähere Verwandtschaft.

Im Gegensatz dazu hält Worsdell *Cephalotaxus, Taxus*, *Torreya* und *Phyllocladus* für nahe verwandt. Entsprechend der Ansicht von Čelakovský gibt der Autor folgende Deutung von den Blüten der Gattungen (Worsdell 1, S. 643): »As regards each individual flower: in *Taxus* are three pairs of sterile leaves and a single sporophyll reduced to an ovule in a terminal

position; in *Torreya* are two pairs of sterile leaves and a terminal ovule; in *Phyllocladus* a single terminal ovule, the entire floral axis being abortive; in *Cephalotaxus* as in *Ginkgo*, are no sterile leaves and two lateral sporophylls reduced to ovules.« Wir haben also bei *Cephalotaxus* eine Infloreszenz vor uns mit dekussierten Brakteen; diese tragen in den Achseln einen reduzierten Sproß mit zwei Carpiden, die ganz in der Samenanlage aufgegangen sind. WORSDELL weist auf Verbildungen hin, die er an einem in seinem Wachstum geschädigten Exemplar fand; es waren Prolifikationen vorhanden, so konnten rudimentäre Blättchen unterhalb und oberhalb der Samenanlagen vorkommen (hier kann *Taxus* in Parallele gezogen werden), oder die Samenanlagen konnten durch Blättchen ersetzt sein, oder auch die primäre Achse der Infloreszenz konnte proliferieren.

Der Wert der Mißbildungen für die Erklärung der morphologischen Natur mag recht zweifelhaft sein.

Während WORSDELL hier Rückschlagsbildungen annimmt, urteilt SCHUMANN (1902) ganz anders. Da er annimmt, daß *Torreya* und *Taxus* aus dem *Cephalotaxus*-Typus entstanden sind durch Abrücken der Samenanlagen von den Carpiden und durch Einschiebung von Blättchen, sind ihm die Beobachtungen von WORSDELL eine willkommene Bestätigung. Es liegt keine Rückschlagsbildung vor, sondern eine Fortbildung. »Kurz die normal an dem Sporophyll achselständigen Makrosporangien von *Cephalotaxus* beginnen sich voneinander selbständig zu machen und sich zu solchen Organverbänden umzugestalten, welche den Blütenpärchen von *Torreya* entsprechen.«

Wir hatten bei der Betrachtung von *Taxus* und *Torreya* gesehen, daß von Blütenpärchen im Sinne SCHUMANNS bei diesen Gattungen keine Rede sein kann. *Cephalotaxus* hat also mit *Taxus* und *Torreya* keine nähere Verwandtschaft. Meiner Ansicht nach bleibt für das weibliche Zäpfchen von *Cephalotaxus* die naheliegendste Erklärung die, daß eine einfache weibliche Blüte vorliegt, deren Carpiden je zwei Samenanlagen tragen. Jede Samenanlage von *Cephalotaxus* wird von einem der beiden Gefäßbündel versorgt, die sich vom Carpid-Bündel abzweigen; ist nur eine Samenanlage vorhanden, wie bei den Podocarpoideen, so versorgen beide Bündel die einzige Samenanlage. Der Gefäßbündelverlauf spricht also bei *Cephalotaxus* auch für die Blütennatur. Tragen wir dieser Anschauung in der systematischen Stellung Rechnung, so kann *Cephalotaxus* nicht mit *Torreya* und *Taxus* zusammen in eine Unterfamilie gestellt werden, sondern ist der einzige Vertreter einer selbständigen Gruppe, die meiner Ansicht nach den Wert einer eigenen Familie besitzt. Man kann die Blüte mit der von *Ginkgo* vergleichen, doch nicht in dem Sinne von v. SPIESS, sondern die ganze Blüte (bzw. der Blütenstand nach v. SPIESS und anderen) ist der Blüte von *Ginkgo* homolog; sie hat einige Paare von dekussierten Carpiden, während bei *Ginkgo* gewöhnlich nur zwei Carpiden in rudimentärem Zustand entwickelt sind.

7. Allgemeine Gliederung der Gruppe.

Aus allem, was bisher gesagt worden ist, ergibt sich, wie ich auch schon in meiner Monographie auseinandersetzte, daß eine nähere Verwandtschaft der *Podocarpoideae* (incl. *Phyllocladus*) mit den Taxoideae (*Taxus*, *Torreya*) einerseits und mit *Cephalotaxus* andererseits nicht angenommen werden kann. Die Familie der *Taxaceae* in dem üblichen Umfang ist eine künstliche, im wesentlichen nur gegründet auf die Tatsache, daß meist nur wenige Carpiden in der weiblichen Blüte vorhanden sind. Es müssen drei natürliche Familien unterschieden werden.

1. **Podocarpaceae**: Carpiden 1 — ziemlich zahlreich, stets nur mit einer Samenanlage, häufig sehr klein; meist ein typisches Epimatium (eine ligula-artige Exkreszenz des Carpides) entwickelt, das mit der Samenanlage in mehr oder weniger innigem Zusammenhang steht; Antheren mit zwei Pollensäcken.

   Unterfamilie 1. **Pherosphaeroideae**: Epimatium fehlend, Carpiden wenige, Samenanlagen am Grunde der Carpiden, aufrecht. Blätter schuppenförmig. (*Pherosphaera.*)

   Unterfamilie 2. **Acmopyloideae**: Epimatium fehlend; Carpiden 1—2; Blüte mit einem angeschwollenen Rezeptakulum wie bei *Podocarpus* § *Eupodocarpus*; Samen ungefähr kugelig, Mikropyle etwas unterhalb des oberen Poles des Samens. (*Acmopyle.*)

   Unterfamilie 3. **Podocarpoideae**: Epimatium entwickelt (*Microcachrys*, *Saxegothaea*, *Dacrydium*, *Podocarpus*).

   Unterfamilie 4. **Phyllocladoideae**: Epimatium fehlend, Samen von einem Arillus umgeben. Sträucher oder Bäume mit blattähnlichen Phyllocladien. (*Phyllocladus.*)

2. **Taxaceae**: Weibliche Blüten an kleinem axillären Sprößchen; untere Schuppen der Blüten steril, Samenanlage 1 terminal; Samen mit Arillus; Antheren mit 4—8 Pollensäcken. (*Torreya*, *Taxus.*)

3. **Cephalotaxaceae**: Weibliche Blüten mit mehreren gekreuzten Paaren von Carpiden, diese mit zwei Samenanlagen; Blüten in den Achseln von Schuppen am Grunde von später auswachsenden Zweigen; Antheren mit meist 3 Pollensäcken. (*Cephalotaxus.*)

Eine ganz andere Bewertung der Gruppe findet sich in der Arbeit von Vierhapper über das System der Coniferen (1.) Es wird die Familie der *Taxocupressaceae* gegründet mit den drei Unterfamilien *Taxoideae*, *Taxodioideae*, *Cupressoideae*. Die *Taxoideae* haben drei Triben: *Cephalotaxeae*, *Taxeae* und *Podocarpeae*. Zur ersten Tribus gehört *Cephalotaxus*, zur zweiten *Torreya*, *Taxus*, zur dritten vier Subtriben: *Podocarpinae* (*Podocarpus* inkl. *Acmopyle* und *Polypodiopsis*, *Dacrydium*), *Phyllocladinae* (*Phyllocladus*), *Pherosphaerinae* (*Pherosphaera*), *Saxegothaeinae* (*Saxe-*

gothaea, *Microcachrys*). Die Gruppe der *Taxoideae* wird hiernach in ähnlicher Weise gegliedert, wie im vorstehenden von mir aufgestellten System, doch halte ich ihre Zusammenfassung mit den *Taxodioideae* und *Cupressoideae* zu einer Familie für verfehlt.

Verf. leitet die ganzen *Taxaceae* (seine Unterfamilie der *Taxoideae*) vom *Ginkgo*-Typus über *Cephalotaxus* her. Er steht auf dem Standpunkt der Blütenstand-Theorie der Coniferen; gemeinsam sind allen Coniferen »die einzeln in den Achseln von Deckblättern (Deckschuppen) entspringenden, aus einer oder mehreren auf der Oberseite dazugehöriger — mitunter abortierender — karpellartiger Bildungen (Ovularschuppen) inserierten Samenanlagen bestehenden weiblichen Blüten.« Epimatium, Fruchtschuppe, Arillus ist morphologisch dasselbe = Ovularschuppe. Bei *Cephalotaxus* haben wir zwei freie, allerdings vollkommen zur Bildung der Ovula aufgebrauchte Ovularschuppen. Den *Cephalotaxus*-Typus kann man sich vom *Ginkgo*-Typus entstanden denken durch Reduktion der Blütenstiele und Ovularschuppen und Vereinigung der weiblichen Blüten zu Infloreszenzen. Nun lassen sich von *Cephalotaxus* leicht die anderen *Taxoideae*, besonders die *Podocarpinae* herleiten (p. 40): »Die Zahl der Samenanlagen wurde auf eine pro Blüte reduziert. Die äußere, fleischige Schicht der Testa der Samen wurde rückgebildet, die Ovularschuppe dagegen, welche bei *Ginkgo* schwach, bei *Cephalotaxus* gar nicht entwickelt ist, kam wieder zur Geltung und bildete sich, indem sie statt der äußeren Schicht des Integumentes fleischig (zu einem Epimatium) wurde, zum Organe der Samenverbreitung aus. Die Zahl der Pollensäcke wurde auf zwei vermindert. Auch die Zahl der Blüten in den weiblichen Infloreszenzen wurde meist bis auf zwei oder eine reduziert«. Das nennt der Autor eine »leichte Zurückführung von einem Typus auf den anderen.« »Vollkommen terminal gestellt ist die Ovularschuppe in den zweifellos durch Reduktion einblütig gewordenen weiblichen Infloreszenzen der *Taxeae*, welche sich diesbezüglich in der Verlängerung der Entwicklungslinie der *Podocarpinae* befinden.« Ist nun im Gegensatz zu *Cephalotaxus* bei *Podocarpus* die Ovularschuppe wieder stark entwickelt, so wird sie bei *Saxegothaea* wieder reduziert und bei *Pherosphaera* wieder ganz rückgebildet und es sind mehrere weibliche Blüten zu einer kleinen Infloreszenz vereinigt; danach ist letztere Gattung der vorgeschrittenste Typus. Die ganze Ableitung kann mit ihren gewaltsamen Übergängen so wenig befriedigen, daß die enge Zusammenfassung der Gruppen, wie sie in der Bildung der Familie der *Taxocupressaceae* mit ihrer Gliederung zum Ausdruck kommt, nicht als der wirklichen Verwandtschaft entsprechend angesehen werden kann.

B. Nachträge zur Systematik der Taxaceae.

1. Allgemeinere Literatur.

1. R. T. Baker and H. G. Smith: A Research on the Pines of Australia. Technol. Mus. N. S. Wales, Techn. Educ. Ser. n. 16 (Sydney 1910).

Das Werk bietet besonders ausführliche Angaben über die technische Verwertung der Arten; zahlreiche Abbildungen des Habitus, des anatomischen Baues usw. werden gegeben.

2. T. F. Cheeseman: Manual of the New Zealand Flora (1906).
3. F. W. Foxworthy: Philippine Gymnosperms, in Philipp. Journal of Science VI. (1911) 149—176, t. 26—33.

Vollständige systematische Bearbeitung der Gymnospermen der Philippinen.

4. S. H. Koorders en Th. Valeton: Coniferae in Bijdr. no. 10 tot de Kennis der Boomsorten op Java, in Mededeel. Lands Plantent. no. LXVIII. (1904) 257—269.
5. W. Patschke: Über die extratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographische Gliederung Ostasiens, in Engl. Bot. Jahrb. XLVIII. (1913) 626—776.
6. A. Rehder and E. H. Wilson: *Taxaceae*, in Sargent, Plantae Wilsonianae, Publ. Arnold Arbor. no. 4 (1914).
7. Thomas R. Sim: The Forests and Forest Flora of the Colony of the Cape of Good Hope (1907).

Darstellung der wirtschaftlichen Bedeutung der Arten; die Nomenklatur ist schlecht.

2. Einzelne Arten.

(Nummern und Seitenzahlen nach der Monographie.)

I. **Pherophaera** Archer.

p. 39. 1) *Ph. Hookeriana* Archer; Baker and Smith l. c. 409.

p. 40. 2) *Ph. Fitzgeraldii* F. Müll.; Baker and Smith l. c. 410.

IV. **Dacrydium** Soland.

p. 45. 1) *D. falciferum* (Parl.) Pilger; Gibbs in Journ. Linn. Soc. XLII. (1914) 191.

Baum, 10—12 m hoch. Reifer Same aufrecht, 7 mm lang, zusammengedrückt 2-kantig, Epimatium völlig zurückgedrückt, nur einseitig am Grunde des Samens (nach Exempl. Teysmann).

Lingga-Archipel (Teysmann; Herb. Buitenzorg); Borneo: Kinibalu, 5000—8000′, in moosigem Hochwald (Gibbs n. 4067 n. v.), Sarawak, Matany, 3000′ (Gibbs n. 4400 n. v.); Philippinen: Mindoro, Halcon-Berg (Merrill).

p. 46 bemerke, in Fig. 4 gehören *H—L* zu *D. taxoides* Brongn. et Gris.

p. 48. 6) *D. Franklinii* Hook. f.; Baker and Smith l. c. 397.

p. 48. 7) *D. araucarioides* Brongn. et Gris.

Neu-Caledonien: Auf den Bergen am Ngoye, 1000 m ü. M. (Schlechter n. 15175, 15176); Mont Dzumac (Franc n. 764).

p. 51. 11) *D. Colensoi* Hook. Vergl. die Bemerkungen von Cheeseman l. c. 656.

p. 51. 12) *D. elatum* (Roxb.) Wall.; Foxworthy l. c. 154.

Philippinen: Reichlich vorkommend über 1000 m.

Über das Vorkommen dieser oder einer nächstverwandten Art in Neu-Guinea macht S. H. Koorders ausführliche Mitteilungen in Nova Guinea VIII. (1909) 177—182.

p. 52. 13a) **D. Gibbsiae** Stapf ex Gibbs, in Ann. of Bot. XXVI. 525 (nomen!); Journ. Linn. Soc. XLII. (1914) 192, t. 4 (descriptio).

Borneo: Kinibalu, Wald bei 6000—12000′ (Gibbs n. 4162 n. v.).

»Affine videtur *D. Beccarii*, speciei imperfecte notae, sed foliis heteromorphis brevioribus sectione trigonis (haud tetragonis) distinctum.«

V. Podocarpus L'Hérit.

p. 56. 1) *P. imbricatus* Blume; Foxworthy l. c. 157; Gibbs l. c. (1914) 193. *P. cupressina* R. Br.; Koorders und Valeton l. c. 262.

Borneo: Kinibalu, 6000—12000′ (Gibbs n. 4166 n. v.); Britisch Neu-Guinea: Mount Scratchley, 10000—13000′ and Wharton Range, 11000′ (cf. Kew Bull. 1899, 110). Nach Gibbs auch auf Fiji (cf. Journ. Linn. Soc. XXXIX. [1909] 182).

Über das Vorkommen auf Borneo bemerkt Gibbs: »A tree 20 m. in height, abundant on the slopes in the high forests above Lobang and through the succeeding mossy forest; this species is also prominent on the exposed ridges, being dwarfed to 2 m. in the sub-summit dwarf forest. On the Maraiparai spur it occurs in the open at 5000′ in dwarf form, and in the succeeding mossy forest from 6000—7000′ in its forest form«.

Die var. *Cumingii* (Parl.) Pilger hält Foxworthy (l. c. 157) für nicht verschieden vom Typus.

Die Art ist auf den Philippinen die verbreitetste Taxacee; sie kommt auf vielen Berggipfeln vor von 900—2700 m.

p. 57. 3) *P. dacrydioides* A. Rich.

Schöne Habitusbilder der Art nach Photographien von J. Crosby Smith und L. Cockayne finden sich in Bot. Gaz. XLVI. (1908) 163 u. 164.

p. 60. 7) *P. Blumei* Endl.; Foxworthy l. c. 158, Koorders und Valeton l. c. 261.

Philippinen: Luzon, Mindoro.

p. 62. 10) *P. minor* (Carr.) Parl.

Neu-Caledonien: Auf den Abhängen des Mont Humboldt, 1400 m (Schlechter n. 15331); Plaine des Lacs (Franc n. 207).

p. 63. 11) *P. vitiensis* Seem.

L. S. Gibbs stellte zuerst (Journ. Linn. Soc. XXXIX. [1909] 183) die Art zu § *Stachycarpus*, dann später wieder (Ann. of Bot. XXVI. [1912] 534) zu § *Nageia*. Es wird eine Beschreibung der mir unbekannten weiblichen Blüten gegeben; diese haben 6—10 abstehende Hochblätter, 1—2 am Ende (meist 1) bilden Karpiden; öfters stehen zwei

Blüten an gemeinsamem Stiel. *P. vitiensis* ist ein prachtvoller Baum. Einheimischer Name: Dakua Salu Salu.

C. E. Bertrand (Ann. Sc. Nat. 5. sér. XX. [1874] 65) gründet auf *P. vitiensis* die Sektion **Polypodiopsis** und bemerkt, daß zur Art gehören *Polypodiopsis Muelleri* Carr. (Traité Génér. Conifères, 2. Aufl. [1867] 710) und *Torreya bogotensis* Linden. Ich hatte die Gattung *Polypodiopsis* Carrière, die nach dem Autor unter den Coniferen eine ganz unsichere Stellung einnimmt und nur durch die Merkmale Arbre? Feuilles composées? (!!) charakterisiert wird, nicht mit aufgeführt. *Polypodiopsis Muelleri* soll von Neu-Caledonien stammen, so daß die Übereinstimmung mit *P. vitiensis* sehr zweifelhaft ist; die Beschreibung der Blätter (»Folioles?«) stimmt auch nicht mit *P. vitiensis* überein.

p. 67 nach 14. *P. ferrugineus* Don füge ein:

14a. **P. Ladei** Bailey, in Queensl. Agric. Journ. XV. (1905) 899, t. 22; Bailey, Cat. Queensl. Pl. (1909) 510, fig. 516.

Da die Art in einer wenig zugänglichen Zeitschrift beschrieben ist, wiederhole ich hier den Text der Beschreibung: A large erect tree, the trunk attaining a diameter of 6 or more feet. Bark somewhat thin, reddish-brown, smoothish, exfoliating in comparative thin scales. Leaves distichous, falcate, about 6 or 8 lines long, $1^1/_2$ to 2 lines broad, usually obtuse, the midrib not always prominent, both faces green, almost or quite sessile. Male amenta not to hand. Fruit nearly sessile, solitary at the ends of the branchlets, about 1 in. long, pointed, somewhat tapering at the base, but none of the fruit to hand fully matured, putamen or endocarp thick.

Queensland: Mont Spurgeon, Mitchell River, Port Douglas (leg. Lade).

Mir lag von der Art kein Material vor.

p. 67. 15) *P. montanus* (Willd.) Loddig.

Bolivien: Kleiner Baum oder Baumstrauch im Nebelwald der Berge bei Comarapa, 2600 m (Th. Herzog n. 1907. — Junge Frucht im Juni 1911).

15a) **P. utilior** Pilger, in Fedde Repert. Nov. Spec. I. (1905) 189.

Peru: Prov. Tarma, in den Bergen von Yanangu ö. von Huacapistana, in offenen Wäldern, 2100—2200 m ü. M. (Weberbauer n. 2114. — ♀ Blüte im Januar 1903).

Ein 20 m hoher, reich verzweigter Stamm mit kleinen linealischen Blättern; Karpiden der ♀ Bl. 4—6.

p. 68. 17) *P. amarus* Blume; Foxworthy l. c. 159; Koorders u. Valeton l. c. 263.

Philippinen: Luzon, Benguet (Curran n. 10895), Lepanto (Curran n. 10951); Mindoro, Halcon-Berg (Merrill n. 5703).

Neu-Guinea: Kaiserin Augustafluß-Expedition (Ledermann n. 9421, 13000. — 1912—1913).

Nachdem ich die Übereinstimmung der damals nur von Java und Sumatra bekannten Art mit *P. pedunculata* Bailey festgestellt hatte, bemerkte ich »Species locis intermediis reperienda«. So ist nun die Lücke in der Verbreitung glücklich durch die neuen Funde überbrückt worden.

p. 70. 18) *P. usambarensis* Pilger; Pilger in Wissensch. Erg. Deutsch. Zentr.-Afr.-Exped. 1907—1908. II. Botanik (1910) 41.

p. 73. 21a) P. **glaucus** Foxworthy, in Philipp. Journ. Sc. II. (1907) 258, l. c. 159, t. 29, f. 1.

Philippinen: Mindoro, Halcon-Berg, Rand von Dickichten bei 2400 m ü. M. (Merrill n. 5672. — 1906).

Ein kleines Bäumchen von 5—6 m Höhe; B. oblong, 9—17 mm lang, unterseits glauk. ♀ Blüten nicht bekannt, also doch die Stellung nicht ganz sicher.

p. 75. 22) *P. elatus* R. Br.; Baker and Smith l. c. 435; Gibbs, in Journ. Linn. Soc. XXXIX. (1909) 183.

Nach Gibbs auf den Fidschi-Inseln.

p. 75. 24) *P. spinulosus* (Smith) R. Br.; Baker and Smith l. c. 443. Vergl. auch Brooks and Stiles (Literaturverz. n. 1).

p. 77. 25) *P. Drouynianus* F. Müll.

Baker und Smith (l. c. 443) betrachten die Art als eine westliche Form von *P. spinulosus*, was wohl kaum zutrifft.

p. 78. 26) *P. celebicus* Warb. Der Name muß fallen wegen **P. celebica** Hemsl., in Kew Bull. (1896) 39.

Süd-Celebes: Bonthain Peak, 7000—10000 ft. (A. H. Everett).

Die Verwandtschaft dieser mir unbekannten Art ist unklar, die kurze Beschreibung bringt nur folgende Merkmale: species *P. affini* et *P. ferrugineae* similis, a priore differt foliis alternis a posteriore differt foliis tenuioribus acutisque; ramulis ultimis gracillimis pallide viridibus, foliis alternis distichis tenuibus confertis taxoideis angustissimis acutissimis rectis vel leviter falcatis supra subnitidis subtus opacis pallidioribus... Folia circiter pollicaria, $1^1/_2$—2 lin. lata.

Für *P. celebicus* Warb. gibt Foxworthy (Philipp. Journ. Sc. II. (1907) 259; l. c. 160) den Namen **Podocarpus Pilgeri.** Die Art kommt auch auf den Philippinen vor (Mindoro, Halcon-Berg), 2150 m (Merrill n. 5754), Mindanao, Malindang-Berg, 2790 m (Mearns and Hutchinson n. 4673). Alle mir bekannten Exemplare der Art sind nur steril.

p. 78. 28) *P. costalis* Presl (1851, nicht 1849); Foxworthy l. c. 161.

Die Art kommt auf Luzon vor, wahrscheinlich nur am Banajao-Berg.

p. 79. 31) *P. polystachyus* R. Br.; Foxworthy l. c. 161; Gibbs l. c. 194.

Philippinen: Batanes-Islands, Luzon, Bucas Island, Palawan.

Die Art kommt auf den Philippinen an felsigen Stellen am Strande vor und in steinigen Flußbetten nicht viel über dem Meeresspiegel. Es ist die einzige Art, die in solcher geringen Höhe wächst.

Auch in Borneo bewohnt die Art nach Gibbs Sandsteinklippen der Seeküste.

p. 79. 32) *P. macrophyllus* (Thunb.) Don.

China: Yünnan (Maire n. 1802).

Im Bot. Centralbl. CXXVI. (1914) 540 finde ich erwähnt, daß Lemée und Léveillé einen *Podocarpus Mairei* (Le Monde des Plantes XVI. [1914]) beschrieben haben; die Beschreibung ist mir nicht bekannt geworden. Ob hier die oben erwähnte Pflanze vorliegt?

p. 80. 33) *P. neriifolius* Don; Foxworthy l. c. 162; Koorders u. Valeton l. c. 265.

Die Art kommt auf den Philippinen, auf Luzon und Mindoro vor, ferner auf den Fiji-Inseln (nach Gibbs).

p. 81. 33a) **Podocarpus Koordersii** Pilger, in Koorders u. Valeton l. c. 268.

Java: Insel Noesakambangan, Prov. Banjoemas (Koorders).

Andaman-Inseln (nach Koorders und Valeton l. c.).

Die Art ist verwandt mit *P. neriifolius*, aber unterschieden durch folgende Merkmale: Knospenschuppen stumpf, Blätter dicker, oberseits glänzend, weiter nach der Spitze zu gleich breit bleibend, verhältnismäßig schmaler und kürzer zugespitzt, Nerv oberseits breiter und weniger vorragend; ♂ Bl. schmaler und zu 6—8 gebüschelt.

p. 81. 34) *P. Rumphii* Blume; Foxworthy l. c. 164.

Auf den Philippinen auf Luzon.

Als Synonym ist noch anzuführen *Cerbera neriifolia* Zippel, nach Blume, in Rumphia.

p. 81. 34a) **Podocarpus philippinensis** Foxworthy l. c. 163, t. 30.

Baum, 20—30 m hoch.

Philippinen: Luzon, an unteren Berghängen von 300—800 m ü. M.

Nach Foxworthy von *P. Rumphii* verschieden durch die Borke (»with smooth reddish-brown flaky bark«), kürzere Blütenstiele, langsamere Verschmälerung der Blattspreite in den Blattstiel. Die Art steht *P. Rumphii* sehr nahe.

p. 82. 38) *P. gnidioides* Carr.

Neu-Caledonien: Mont Dzumac, Felsen am Gipfel eines trockenen und den Winden ausgesetzten Hügels, 1000 m ü. M., selten (Franc n. 532); Abhänge des Mont Humboldt, 1600 m (Schlechter n. 15329, 15330).

p. 84 bei 39) *P. totarra* A. Cunn. bemerke:

Hemsley (Gard. Chron. XLVI. [1909] 395) setzt auseinander, daß der Artname *P. totara* D. Don heißen muß, da Don schon in Lambert, Genus *Pinus*, eine kurze Diagnose gegeben hat.

Bei var. *Hallii* (Kirk) Pilger bemerke:

Cheeseman (l. c. 648) behandelt *P. Hallii* wieder, wenn auch mit Zweifel, als eigene Art; sie unterscheidet sich von *P. totara* auch durch die deutlich gestielten ♂ Bl.: I am very doubtful as to this being more than a variety of *P. Totara*, which is the view held by Dr. Pilger. Young plants are easily distinguished by the weak and often flexuous branches and larger leaves; but is must be confessed that the mature foliage so closely resembles that of *P. Totara* that it is often difficult to separate the two plants by that character alone. The thin papery bark is, however unmistakable. I fear that the shape of the fruit and the length of the peduncle of the male flower are subject to variation.«

p. 85 bei 41) *P. alpinus* R. Br. bemerke:

Brooks und Stiles (Ann. Bot. 24 [1910] 313) geben an, daß bei dieser Art zwei sehr kleine Foliola unter dem Rezeptakulum vorhanden sind; ich kann davon an dem mir vorliegenden Material nichts sehen.

p. 85 bei 42) *P. nivalis* Hook. bemerke als Synonym: *P. montanus* Colenso, in Trans. New Zeal. Inst. XXVII. (1895) 395.

p. 86. 43) *P. Parlatorei* Pilger.

Bolivien: Pinos bei Tarija (Fiebrig).

p. 87. 47) *P. oleifolius* Don.

Nach Weberbauer zuerst strauchig und schon als Strauch blühend, dann an geeigneten Standorten bis zu einem 20 m hohen Baum heranwachsend. Das beste Bauholz der Gegend.

Von weiterer Verbeitung:

Bolivien: Charakterbaum des Nebelwaldes der Bergkämme bei Comarapa, 2600 m (TH. HERZOG n. 1963. — April 1911, steril); Peru: Dep. Huanuco, Prov. Huamalies, Hartlaubgehölz, 2000—2500 m ü. M. (WEBERBAUER n. 3538. — ♀ Bl. im August 1903); Dep. Cajamarca, Chugur, nw. Hualgayoc, dichtes, feuchtes Gehölz, gemischt aus Sträuchern und bis 20 m hohen Bäumen, 2700—2900 m; Charakterpflanze (WEBERBAUER n. 4090. — ♂ Bl. im Mai 1904).

Ecuador: Pichincha und Corazòn, 1500—3000 m. Baum, Holz sehr geeignet zu Bauten. Nom. vern. »Sisin« (SODIRO n. 105/3).

p. 87. 47a) **P. Roraimae** Pilger, in Notizbl. Kgl. Bot. Gart. Dahlem n. 50 (1913).

Guyana: Roraima-Gebirge, ca. 1900 m ü. M. (E. ULE. — 1909, steril).

Die Art ist verwandt mit *P. macrostachyus* Parl. und *P. oleifolius* Don; diese beiden Arten sind aber schon durch die scharf gezogene Furche des Nerven und die stumpfen Knospenschuppen verschieden.

p. 89. 53) *P. elongatus* (Ait.) L'Hér.; R. Marloth, The Flora of South Africa I. (1913) 101, t. 18.

p. 90. 54) *P. latifolius* (Thunb.) R. Br.; R. Marloth, l. c. 101, t. 17A., f. 65, 66.

p. 92. 55) *P. milanjianus* Rendle.

Die Art ist neuerdings auch aus Kamerun bekannt geworden: Markt Singwa, Bambuttu-Berge, lichter Gebirgsbusch bei 2300 m. Baum, 6—8 m hoch (LEDERMANN n. 1718. — ♂ Bl. im Dezember 1908).

p. 92. 56) *P. madagascariensis* Baker.

Gehört nicht zur Sektion *Stachycarpus*, sondern ist nächstverwandt mit *P. milanjianus*. Blätter lang gespitzt, groß, oberseits glänzend, lederig; Knospe rundlich, groß, mit vielen kleinen, stumpfen Knospenschuppen; Rezeptakulum sehr klein; Same mittelgroß, ungefähr kugelig (v. spec. in Herb. Kew.).

p. 93. 63) *P. neriifolius* Don var. *brevifolius* Stapf = **P. brevifolius** (Stapf) Foxworthy l. c. 160.

Nach FOXWORTHY auf den Philippinen gefunden: Luzon, Tapulao-Berg, 1800 m ü. M.

VI. **Phyllocladus** L. C. et A. Rich.

p. 99. 5) *Ph. hypophyllus* Hook. f.; Gibbs l. c. 195.

Die n. 2391 von BECCARI soll danach nicht zu *Ph. hypophyllus* gehören, es wird aber nicht gesagt, was diese Nummer sein soll. Das Exemplar von Low habe ich nicht gesehen.

p. 99. 6) *Ph. protractus* (Warb.) Pilger; Foxworthy l. c. 165.

Philippinen: Auf Luzon in Höhen über 1000 m.

VII. **Cephalotaxus** Sieb. et Zucc.

p. 100. 1) *C. drupacea* Sieb. et Zucc.; Hemsley, in Bot. Mag. t. 8285 (1909); Rehder und Wilson l. c. 3.

Var. **sinensis** Rehder et Wilson l. c. 3.

Vom Typus hauptsächlich verschieden durch die linealisch-lanzettlichen, nach oben zu ± langsam verschmälerten Blätter.

Zentral-China: W.-Szechuan, W.-Hupeh, Schensi.

Forma **globosa** Rehder et Wilson l. c. 4.

Form mit kugeliger oder fast kugeliger Frucht.

Zentral-China: W.-Hupeh (Wilson n. 163).

Vielleicht ist diese Form identisch mit *C. pedunculata sphaeralis* Mast.

p. 103. 2) *C. Fortunei* Hook.; Rehder und Wilson l. c. 4.

Nach Wilson ein kleiner Baum, 5—10 m hoch, in Wäldern und Dickichten von W.-Hupeh und Szechuan. Der Stamm teilt sich bald in mehrere aufsteigende Äste; die Seitenzweige sind zahlreich, schlank, abstehend und oft am Ende etwas überhängend.

p. 104. 4) *C. Oliveri* Mast.; Rehder und Wilson l. c. 6.

p. 104. 6) *C. argotaenia* (Hance) Pilger.

Schon in der Monographie wies ich darauf hin, daß diese Art wahrscheinlich ein neues Genus bilden müsse, doch wurde dessen Aufstellung unterlassen, da mir die männlichen Blüten nur unvollkommen und die weiblichen Blüten gar nicht bekannt waren. Prof. Rothert (briefl. 1905) war ebenfalls der Ansicht, daß eine besondere Gattung vorläge: »Bezüglich der *Cephalotaxus argotaenia* kann ich auf Grund der anatomischen Befunde nur der von Ihnen in der Monographie ausgesprochenen Vermutung zustimmen, daß diese Pflanze in eine besondere Gattung der *Taxoideae* gehört. Sie vereinigt Merkmale von *Cephalotaxus* mit solchen von *Torreya*, aber mit Eigentümlichkeiten, welche sie auch von beiden unterscheiden....« Später erhielt ich reicheres Material von männlichen Blüten (Ex Herb. Kew.; Taimo Mountain, leg. Westland) und neuerdings auch eine weibliche Blüte durch die gütige Vermittlung von Herrn A. Rehder (Exempl. Wilson n. 3005). Leider war diese einzige ♀ Blüte offenbar nicht normal entwickelt (vergl. weiter unten), zeigte aber doch, daß in charakteristischen Merkmalen Verwandtschaft mit *Cephalotaxus* vorhanden ist. Somit ist es angezeigt, *C. argotaenia*, wenn auch die nähere Kenntnis der weiblichen Blüte noch nicht möglich ist, als eigenes Genus aus der Verwandtschaft von *Cephalotaxus* zu beschreiben; ich gebe ihm den Namen:

Amentotaxus Pilger nov. gen. Flores masculi sessiles, in amentum dispositi, singuli ad rhachin vel 2—3 dense approximati, in axillis bractearum minutarum siti; stamina ad floris axin brevissimam subfasciculata brevissime stipitata, antherae loculis 2—5 (plerumque 3) ovoideis, apiculo parvo; flos femineus (parum notus) in axilla bracteae ad basin ramuli foliati situs, breviter crassiuscule pedicellatus, pedicellus apice squamis imbricatis instructus; ovulum 1 (?). — Arbor vel frutex? Ramuli oppositi; folia decussata.

A. argotaenia (Hance) Pilger (*Podocarpus argotaenia* Hance, *P. insignis* Hemsl., *Cephalotaxus argotaenia* (Hance) Pilger, vergl. auch Pl. Wilson., Publ. Arn. Arbor. no. 4 [1914] 6).

China: Canton (Faber); Hongkong (Westland); W.-Hupeh, W.-Szechuan (Wilson).

In Betreff des vegetativen Aufbaues ist nach dem mir vorliegenden Exemplar der Sammlung Faber folgendes zu bemerken: Der Zweig ist aus einzelnen Trieben zusammengesetzt, die nur 5—7 cm lang sind und nur 5—7 Blattpaare haben. Die End-

knospe ist groß und hat starre Schuppen, sie bildet dann, in gerader Richtung auswachsend, die Verlängerung des Zweiges; so kann ein Zweig aus mehreren 5—7 cm langen Trieben bestehen, ehe einmal wieder Seitenzweige kommen. Die Einzeltriebe sind deutlich am Zweig unterscheidbar; man sieht die Reste der Endknospe, über dieser ist der Trieb dann immer noch ein kleines Stück nackt, da hier die ersten Blätter des Triebes abgefallen sind, ehe dann die 5—7 dauernden Blätter kommen. Die Blätter sind gegenständig (hier ist die Beschreibung in meiner Monographie unrichtig), die Paare der Blätter stehen gekreuzt, doch sind die Blätter durch Drehung der Blattstiele alle ungefähr in eine Ebene gebracht, so daß der Zweig gescheitelt beblättert ist. Die Blätter laufen deutlich am Zweig herunter und zwar kann man das Herunterlaufen bis zum zweitnächsten Paar (das also wieder dieselbe Stellung hat) verfolgen. Sonach beschränkt sich der herunterlaufende Streifen auf ein Viertel des Umfanges und der junge Zweig wird einigermaßen 4-kantig. Die Bildung der Seitenzweige kommt so zustande, daß unterhalb der Endknospe zwei axilläre Knospen auftreten und zwar nicht in der Achsel der Blätter des obersten Paares, sondern in der Achsel der Blätter des nächstfolgenden Paares. Die entstehenden Seitenzweige, die unter ziemlich großem Winkel abstehen, sind also gegenständig. Öfters wachsen auch die Seitenknospen nicht aus, sondern bleiben vertrocknend stehen.

Die beiden seitlichen Knospen (wenigstens sagt Hemsley: amentis masculis.... solitariis vel b i n i s) oder eine von ihnen (nach dem mir vorliegenden Exemplar) können nun zu einem männlichen Blütenstand anstatt zu einem sterilen Zweige auswachsen. Der Blütenstand ist noch an seiner Basis von den lederigen Schuppen der Knospe umgeben; er hängt herab und wird bis 6 cm lang, die Spindel ist dicklich und etwas kantig; an ihr sitzen eine Anzahl deutlich voneinander getrennter Blüten; diese können einzeln sitzen, durch mehrere mm Zwischenräume voneinander getrennt oder zu 2—3 dicht angenähert. Die Blüten haben einen ovalen bis rundlichen Umriß und sind ca. 3—5 mm lang. Sie sitzen in den Achseln winziger Brakteen von 1—1 $^1/_2$ mm Länge, die unregelmäßig obovat oder elliptisch sind; die Brakteen sind abfällig, wenigstens waren sie an älteren Blüten hie und da nicht zu konstatieren, es ist auch möglich, daß sie hie und da ganz reduziert sind. Die Staubblätter stehen in größerer Zahl nach allen Seiten von der ganz verkürzten Achse der Blüte ab, so daß die Blüte von außen einen ganz geschlossenen Eindruck macht; der Stiel des Staubblattes ist sehr kurz; Pollensäcke sind 2—5 vorhanden, am häufigsten 3; sie sind breit ellipsoidisch oder eiförmig, dick, nach einer Seite gewandt, ca. 1 mm lang, ± miteinander verwachsen, von innen her breit sich öffnend, zuletzt ausgebreitet geöffnet; der Apiculus ist bei schmalerem Staubblatt, bei zwei Pollensäcken, klein, breit dreieckig, stumpflich, bei breiterem Staubblatt ein kleiner häutiger Rand an der einen Seite der Pollensackreihe; das Pollenkorn entbehrt der Flugblasen.

Von weiblichen Blüten ist mir nur eine einzige zu Gesicht gekommen, die offenbar nicht normal entwickelt war, da nur eine Samenanlage vorhanden war. Sie stand in der Achsel eines Schuppenblattes am Grunde eines aus einer Endknospe austreibenden Sprosses, der weiter nach oben zwei Laubblätter trug; die Blüte ragte nur 7 mm aus der Schuppe heraus und besaß einen kräftigen, nach oben etwas verdickten Stiel und ein kopfiges Ende, das von einer Anzahl von Schuppen eingehüllt war. Diese Schuppen sind spiralig gestellt, sehr breit, die äußeren etwas derber als die inneren, etwas zugespitzt, 2 $^1/_2$—3 mm lang. Die Schuppen zerfielen schon zum Teil und es war an dem Exemplar nicht möglich, festzustellen, ob die Samenanlage endständig war oder zu einer der Schuppen als Carpid gehörte. Die Samenanlage war breit kegelförmig und zeigte die kleine rundliche Öffnung der Mikropyle; sie war nur an der Basis von einem häutigen Kranz umgeben (Rest des sehr breiten Carpids?). Mit diesen Angaben, die sich nur machen lassen, ist die Morphologie der Blüte also durchaus nicht erklärt; es

muß sich nach weiterem Material zeigen, wie weit die beschriebene Blüte normal ausgebildet war. Jedenfalls entspricht ihre Stellung und äußerliche Gestaltung den Verhältnissen bei *Cephalotaxus,* auf welche Gattung ja auch zweifellos die männlichen Blüten hinweisen, doch sind die Unterschiede schon bei den letzteren so groß, daß die Aufstellung einer eigenen Gattung angezeigt erscheint.

8. **Torreya** Arnott.

p. 106. 1) *Torreya nucifera* (L.) Sieb. et Zucc. Korrigiere: semen.... 3 cm longum.

Var. *grandis* (Fortune) Pilger.

Rehder und Wilson l. c. 7 halten die Art aufrecht. Sie bemerken: »The globose or subglobose seeds, the scarcely foetid leaves and the gray, yellowish green bark on shoots two years old and upwards distinguish this plant from the Japanese *T. nucifera* Siebold et Zuccarini, which has an ellipsoid seed, more foetid leaves and reddish brown bark or shoots two years old and upwards.

Zentral-China: Selten als Baum in W.-Hupeh und W.-Szechuan, gewöhnlicher dort in Strauchform.

Zu *T. grandis* ziehen die Autoren *T. Fargesii* Franchet, die von mir als eigene Art unterschieden wurde.

Ich kann nach meinem Material dem nicht zustimmen. Die Blätter von *T. Fargesii* unterscheiden sich in ihrer Form von denen von *T. nucifera* und *T. grandis* (nach Exemplaren aus Tschekiang) in der in meiner Bearbeitung erwähnten Art. Die Exemplare aus Hupeh und Szechuan sind zu *T. Fargesii* zu ziehen, wenigstens das Exemplar Wilson 2108, das mir vorlag. Die Früchte der echten *Torreya grandis* aus Tschekiang sind mir nicht bekannt. Es ist wohl möglich, daß die Art neben *T. nucifera* aufrecht zu erhalten ist und nicht nur eine Varietät von *T. nucifera* darstellt. Dann wären drei Arten in Ostasien vertreten. Jedenfalls darf aber nicht *T. Fargesii* mit *T. grandis* vereinigt werden, wie es Rehder und Wilson wollen.

9. **Taxus** L.

p. 110. *T. baccata* L.; Kirchner, Loew, Schröter, Lebensgesch. Blpfl. Mitteleuropas I. (1904) 60—78.

Subsp. 1. *Wallichiana* (Zucc.) Pilger; *T. Wallichiana* Zucc.; Foxworthy l. c. 166.

Philippinen: Luzon, über 1500 m ü. M., zahlreich vorkommend.

Subsp. 1. *Wallichiana* var. b. *chinensis* Pilger (*T. cuspidata* Sieb. et Zucc. var. *chinensis* Rehder et Wilson l. c. 8).

10. **Acmopyle** Pilger.

p. 117. *A. Pancheri* (Brongn. et Gris) Pilger.

Auch die mir neuerdings bekannt gewordenen Exemplare stammen vom Mont Mou (Franc n. 170; Le Rat n. 248, 315).